VISIT…

LANZAROTE Caliente.COM

Н. И. КАЛАБУХОВ

МЕТОДИКА ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫХ ИССЛЕДОВАНИЙ ПО ЭКОЛОГИИ НАЗЕМНЫХ ПОЗВОНОЧНЫХ

Советская наука

1951

Н. И. КАЛАБУХОВ

МЕТОДИКА ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫХ ИССЛЕДОВАНИЙ ПО ЭКОЛОГИИ НАЗЕМНЫХ ПОЗВОНОЧНЫХ

Допущено Министерством высшего образования СССР в качестве учебного пособия для биолого-почвенных факультетов государственных университетов

ГОСУДАРСТВЕННОЕ ИЗДАТЕЛЬСТВО
«СОВЕТСКАЯ НАУКА»
Москва — 1951

ПРЕДИСЛОВИЕ

Необходимость применения специальной аппаратуры служит основной причиной, затрудняющей широкое использование экспериментального метода в экологии животных. Для многих зоологов и зоотехников это затруднение кажется непреодолимым.

Автор этой книги в течение двадцатилетнего периода в различных условиях — как при экспедиционной работе в степных, лесных и горных районах нашей страны, так и в стационарных, специально оборудованных лабораториях — вел экспериментально-экологические исследования с разнообразными животными, от насекомых до млекопитающих средней величины (Калабухов, 1936, 1946, 1950). В течение длительного периода он также преподавал экспериментальную экологию животных в Московском, Ленинградском и Харьковском университетах, сопровождая преподавание практическим ознакомлением студентов с методикой экспериментальных исследований. Этот опыт научной и педагогической работы привел его к выводу, что затруднения с оборудованием и конструкцией специальной аппаратуры в основном связаны с тем, что зоологи не знают, как при наличии известной инициативы и желания можно конструировать различные приборы и установки для экспериментально-экологических исследований.

Исходя из стремления ознакомить с методикой этих исследований широкие круги зоологов, еще в 1940 г. был подготовлен первый вариант настоящего руководства. Но только после Великой Отечественной войны на кафедре экспериментальной зоологии Харьковского государственного университета была осуществлена первая попытка систематически передать эти экспериментальные навыки специализирующимся в данной области студентам.

Четырехлетний опыт проведения большого практикума по экспериментальной экологии позволил сделать заключение, что такое руководство, если и не явится базой для аналогичных практикумов в других вузах, где нет специализации по экспериментальной экологии, то, бесспорно, поможет зоологам разных специальностей использовать предлагаемую нами методику. Несмотря на наличие книги Кожанчикова (1937), давшего обзор методики эксперимен-

тального изучения экологии насекомых, необходимость руководства, подобного предлагаемому, очевидна. В нем, в отличие от книги Кожанчикова, сделана попытка ознакомить читателя с методикой экспериментов преимущественно над позвоночными животными и детально описаны различные установки, которые могут быть сооружены собственными силами. Мы надеемся, что многое из содержащегося в руководстве будет полезным не только для преподавателей и студентов, но и для научных работников-экологов.

Автор счел возможным в этой книге дать только описание методики изучения влияния на животных физических (климатических и отчасти физико-химических) факторов внешней среды, не затрагивая воздействия других организмов — как растений, так и животных. Внутривидовые отношения и взаимоотношения животных с растительными и животными организмами других видов имеют столь сложный и разнообразный характер, что их освещение так же, как и описание методики изучения этих связей, может быть сделано только после ряда дополнительных исследований.

Вторая часть книги, посвященная методике экспериментального изучения биотических связей животных, будет подготовлена автором в течение ближайших лет.

При пользовании настоящим руководством необходимо учитывать, что каждый его раздел состоит из двух частей. Первая содержит изложение основных закономерностей влияния внешних условий на животных и перечисление тех экологических проблем, разрешение которых требует экспериментальных исследований. Вторая — описание соответствующей методики. Список литературы, помещенный в конце книги, мы стремились сделать по возможности полным, чтобы читатели могли ознакомиться с выполненными до настоящего времени исследованиями и методическими пособиями.

Наконец, обработка полученных данных весьма облегчается помещенными после методического раздела приложениями-таблицами (I—VII), составленными доцентом М. А. Бескровным, которому автор выражает свою искреннюю признательность.

Автор надеется, что эта книга поможет расширить экспериментальные исследования в области экологии животных в нашей стране и подготовить новые кадры специалистов, вполне владеющих экспериментальной техникой, а также заострит внимание зоологов, уже ведущих такую работу, на возможности развертывания исследований по ряду недостаточно изученных проблем.

Первое руководство такого типа, без сомнения, будет обладать различными недостатками и пробелами, но мы надеемся, что откровенная критика всех недочетов позволит автору в дальнейшем исправить допущенные ошибки.

Н. Калабухов.

I. ВВЕДЕНИЕ

Основными свойствами природы организмов растений и животных является требование определенных условий для своей жизни и развития и способность определенным образом реагировать на те или иные воздействия среды (Лысенко, 1944).

Те из внешних условий, без которых невозможны жизнь и развитие организмов, как пища, тепло, кислород для растений и животных, углекислый газ для растений, свет и некоторые другие, являются **условиями существования.** Другие факторы внешней среды, действующие непостоянно, но могущие влиять на жизненные явления и в особенности на размножение и выживаемость данного вида, называются **факторами воздействия.** Очевидно, что выявление условий существования, требуемых организмом разных видов животных и растений, и изучение факторов воздействия, имеющих значение в распространении, размножении и смертности этих форм, совершенно необходимо для глубокого познания природы различных организмов. При этом необходимо учесть, что восприятие (ассимиляция) внешних условий животными и растениями играет решающую роль в изменении самой природы этих организмов.

Ассимиляция обычных внешних условий организмом приводит к сохранению и поддержанию его наследственных свойств. Наоборот, всякие изменения в окружающей среде, влияя на качественные и количественные особенности процесса обмена веществ и тем самым ассимиляции организмом внешних условий, неминуемо влекут за собой изменения наследственности растений и животных (Лысенко, 1944). Изменение количественных и качественных соотношений в энергетическом балансе организма в зависимости от влияния внешней среды является одним из основных путей этой перестройки организма животных в процессе его приспособления к условиям существования (Калабухов, 1946, 1950).

Таким образом, изменяя условия существования животных и растений, мы можем влиять на их организм в нужном направлении, произвольно изменять природу живых тел.

Поэтому именно экспериментальное изучение роли внешних ус-

ловий в жизни животных привлекает в последнее время все более и более широкие круги исследователей и практиков.

Экспериментальный метод, широко применяющийся во всех науках, постепенно завоевывает себе соответствующее место и в экологии животных. Несомненно, что для установления причинной зависимости между тем или иным явлением в жизни животных и всем многообразием изменений во внешней среде часто необходимо применять экспериментальный анализ роли отдельных факторов или их определенного сочетания.

Можно указать на ряд случаев, когда значение тех или иных условий внешней среды для организмов успешно изучено именно экспериментальным путем и не могло быть выяснено только путем наблюдений в природе.

Так, например, один из наиболее важных в теоретическом отношении вопросов современной мичуринской агробиологии — о природе озимости и яровости растений — был разрешен именно в результате применения экспериментального метода. Сорта растений, с древнейших времен считавшиеся озимыми, в результате соответствующей обработки при низкой температуре «яровизировались» и давали урожай без обычной для них перезимовки на корню (Лысенко, 1935). Также экспериментальным путем акад. Т. Д. Лысенко (1935) показал наличие у растений «световой стадии», требующей для своего прохождения определенной длины дня. Производя в одном и том же месте посевы в разные сроки и подвергая растения различному световому режиму, он обнаружил у них резкие отличия в сроках цветения и плодоношения и в некоторых случаях полностью изменил цикл развития, заставляя плодоносить обычно не цветущие в данных условиях формы.

При разрешении практических вопросов животноводства экспериментальные исследования зоотехников-новаторов принесли также весьма ценные результаты. Напомним об успешном осуществлении направленного воспитания молодняка домашних животных путем определенного регулирования условий питания, температуры и влажности (Пшеничный, 1948; Штейман, 1948; Алексеева, 1941, 1948).

Теснейшая взаимосвязь — единство организма и среды — приводит к глубокой зависимости физиологических процессов и таких биологических явлений, как поведение, размножение, эмбриональное и постэмбриональное развитие, рост и смертность от внешних условий, и влияет на существенные особенности образа жизни животных и в частности вредных или полезных видов.

Во многих случаях эта взаимосвязь была выяснена только путем экспериментальных исследований.

Так, например, если ранее строго сезонная ритмика размножения различных видов птиц и млекопитающих объяснялась обычно понижением температуры и изменением величины и состава запасов пищи в природе в осенне-зимний период, то экспериментальным путем было установлено, что сезонность функций половых

желез у многих животных регулируется сезонными же изменениями длительности дня (Светозаров и Штрайх, 1940; Ларионов, 1945).

До сих пор также считалось что диапауза — остановка развития насекомых — определяется воздействием температуры и сезонного изменения состава их пищи. Однако, по данным, полученным в последнее время Данилевским и Гейспиц (1948) свет является основным регулятором цикла развития диапаузирующих видов бабочек и среди них таких важных в практическом отношении, как шелкопряды.

При экспериментальном изучении влияния внешних условий на животных важно учитывать, что многие из них, как это показали исследования великого русского физиолога И. П. Павлова и его последователей, сочетаясь с влиянием других внешних раздражителей, служат своеобразными сигналами, предшествующими благоприятным или вредным воздействиям внешней среды на организм (Павлов, 1926; Быков, 1950). Очевидно, что ряд периодических явлений, как, например, сезонные циклы размножения и линьки, спячка и диапауза животных, регулируется не столько прямым влиянием определенных внешних условий на те или иные физиологические функции, сколько изменениями в окружающей среде, служащими сигналами о наступлении периодов года, благоприятных для существования этих видов или, наоборот, связанных с бескормицей, наступлением холодов или засухой (Данилевский и Гейспиц, 1948; Калабухов, 1948).

Таким образом, перед советскими зоологами возникают весьма разнообразные задачи, разрешение которых возможно только на путях экспериментального изучения всей сложности взаимоотношений организма и среды.

Тем не менее, несмотря на бесспорное значение для разрешения различных проблем экологии животных экспериментальных исследований, последние не нашли еще достаточного распространения (см. последние сводки по экологии животных: Кашкаров, 1945; Ралль, 1947; Новиков, 1949; Алли, Эмерсон и др., 1949).

Мы считаем, что внедрению экспериментального метода при изучении экологии животных препятствуют две взаимно связанные причины.

Первой явилась затруднительность экспериментирования на крупных и подвижных видах, таких, как, например, многие птицы и млекопитающие. Поэтому до последних лет экспериментальные исследования по экологии животных выполнялись в основном на мелких видах (простейшие, насекомые и другие беспозвоночные, рыбы, лягушки, ящерицы, мелкие птицы, грызуны).

Но необходимость развертывания экспериментально-экологических исследований на хозяйственно важных формах становится все более очевидной. Именно экспериментально-экологические исследования показали все многообразие и видовую специфичность реакций различных, иногда весьма близких, форм на воздействие внешних факторов, показали всю важность изучения качественного свое-

образия взаимоотношений отдельных видов животных с условиями существования (Кожанчиков, 1937; Калабухов, 1946, 1950).

О втором препятствии — недостаточном знакомстве зоологов и зоотехников с методикой экспериментальных исследований — мы уже писали в предисловии.

В настоящее время практика поставила перед экологией животных ряд насущных задач, касающихся именно различных видов позвоночных, причем эти задачи могут быть разрешены лишь экспериментальным путем. Создание оптимальных условий для существования, размножения и развития домашних и разводимых в неволе промысловых видов птиц и млекопитающих, изучение взаимоотношений со средой диких и домашних животных, предназначенных для акклиматизации в разных районах нашей страны, анализ роли различных факторов в смертности вредных и полезных форм в природных условиях — вот перечисление лишь немногих практических проблем, разрешение которых требует неотложного проведения экспериментально-экологических исследований.

Разумеется, как исследования с мелкими, легко содержимыми в неволе видами, так и исследования по экологии большинства животных могут быть успешно осуществлены лишь при наличии значительного числа экземпляров данного вида, соответствующих условий их содержания и определенных экспериментальных установок.

Изложение наиболее доступных экспериментальных приемов исследования этих взаимоотношений животных с условиями среды, выполненное автором этой книги, может облегчить решение всех перечисленных выше задач.

II. ОТНОШЕНИЕ ЖИВОТНЫХ К ФИЗИЧЕСКИМ УСЛОВИЯМ СУЩЕСТВОВАНИЯ

Взаимосвязь организмов и внешней среды определяется влиянием всего многообразия условий существования и факторов воздействия. Из числа первых для наземных позвоночных наиболее важное значение имеют температура среды, видимый свет, тепловые и ультрафиолетовые лучи, влажность, осадки, газовый состав атмосферы и ее давление.

Другие физико-химические условия непосредственно оказывают меньшее влияние на наземных позвоночных, но играют известную роль, действуя тем или иным образом на растения и беспозвоночных, которыми они питаются (например, кислотность и химизм почвы, состав воды в водоемах и т. д.).

Излагая данные о закономерностях действия физических условий на животных, мы прежде всего остановимся на значении этих факторов в процессах, происходящих в организме животных. При этом нас будет интересовать не столько физиологический механизм явлений, сколько значение этих изменений для выживания особей данного вида в тех или иных условиях.

1. Действие температуры среды на животных и их приспособления к температурным условиям жизни

Температура является фактором внешней среды, действующим всюду и всегда. Изменения температуры, связанные с климатическими особенностями разных зон и местообитаний животных и сменой сезонов, оказывают на животных большое и постоянное влияние. Хорошо известно, как резко изменяется состав фауны в разных широтах и в разные сезоны. Не менее своеобразны и удивительны приспособления, существующие у животных разных климатических зон или у животных одного и того же вида в разные времена года. Чтобы понять эти своеобразные изменения и экологические особенности животных, связанные с температурными условиями, мы должны вначале ознакомиться с физиологическим

эффектом действия температуры на животных, привлекающих наше внимание.

Закономерность действия какого-либо физического фактора среды может быть выражено схемой, приведенной на рис. 1.

Действие температуры среды на животных с переменной температурой тела — беспозвоночных, рыб, земноводных и пресмыкающихся — может быть легко выражено этой схемой, так как изменение температуры среды сопровождается у них соответствующими же изменениями температуры тела (рис. 2). Эту группу форм называют животными с переменной температурой тела, или пойкилотермными* Именно в их организме можно наблюдать не

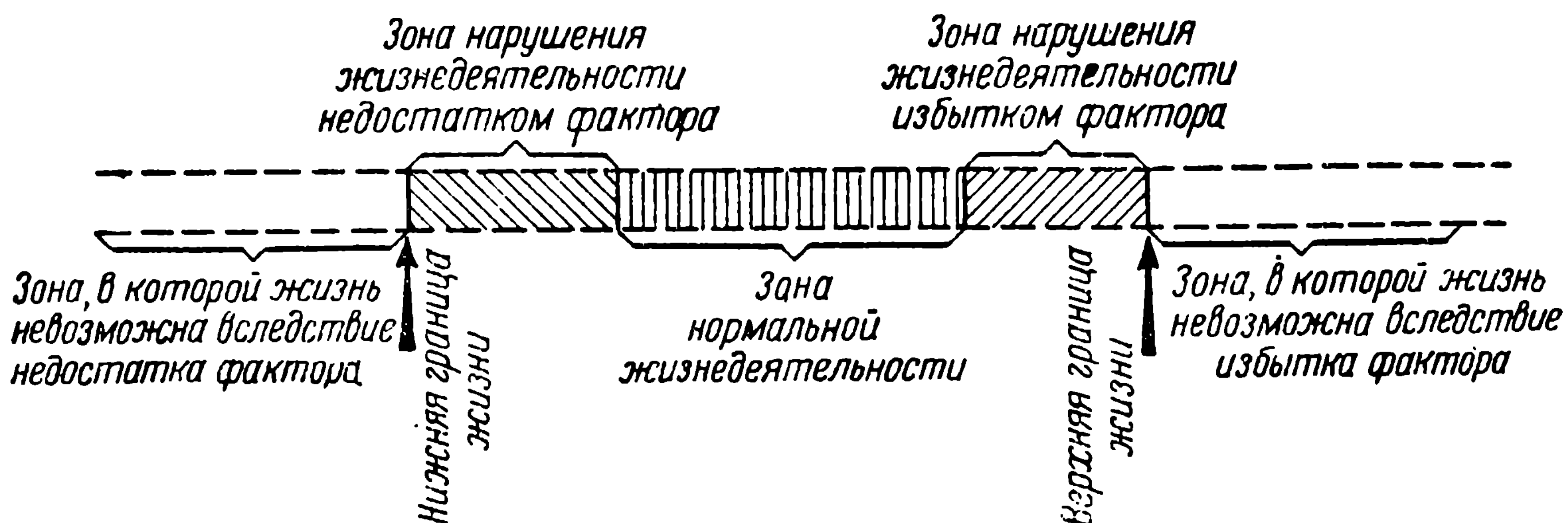


Рис. 1. Схема влияний внешних условий на организм животных.

только такие резкие изменения, связанные с понижением температуры тела ниже нуля, как подавление интенсивности жизненных процессов и в частности обмена веществ до минимума (например, Калабухов, 1936; Шмидт, 1948), но и явления переохлаждения жидкостей организма, образование льда, и, наконец, «остекленение» или витрификацию. Явления переохлаждения жидкостей в организме животных были обнаружены впервые русскими учеными: Бахметьевым (1896, 1912) и Кодисом (1897). Охлаждая насекомых и летучих мышей при температуре окружающей среды ниже нуля, они обнаружили, что температура тела животных быстро понижается до определенного предела (рис. 2, Б и Г), названного Бахметьевым «критической точкой» *Т*.

Жидкости в этот период находятся в теле животных в состоянии переохлаждения, конец которого сопровождается резким повышением температуры «температурным скачком». Как известно, «температурный скачок» происходит в момент выделения скрытой теплоты плавления льда при его кристаллизации. Возможность переохлаждать организм животных открыла широкие перспективы перед экспериментаторами и практиками. Используя этот метод, удавалось содержать зимоспящих животных в состоянии переохлаждения длительный срок (рис. 2, Б и Г) и снова оживлять их (Калабухов, 1934, 1936, 1946).

* *poikilos* — меняющийся; *thermos* — теплый; *homo* — равный, равномерный.

Наблюдения Бахметьева (1898, 1912), Сахарова (1928) и других исследователей показали, что способность к переохлаждению зависит от содержания жидкостей в организме («соковый коэфициент», по Бахметьеву) и концентрации растворенных в них веществ — сахара, солей и жира.

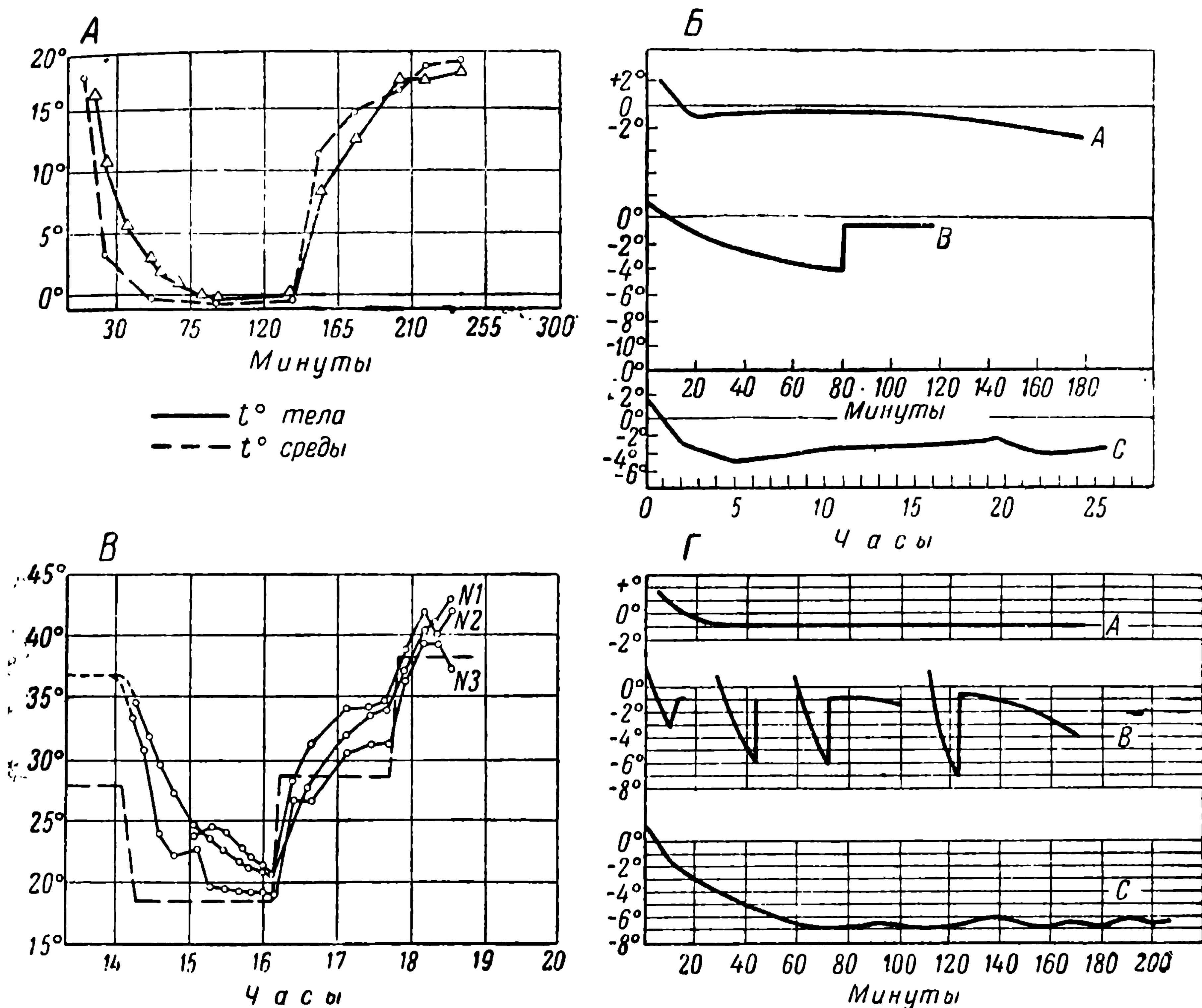


Рис. 2. Зависимость температуры тела от температуры среды:
А—при температуре выше 0°: у лягушки *Rana temporaria* L. (по Эйзентрауту, 1933) и *В*—у белой мыши (по Нильсену, 1939); *Б*—при температуре ниже 0°: у черепахи *Testudo horsfieldi* Gray. и *Г*—у летучей мыши *Nyctalus noctula* Schr. при замерзании и переохлаждении (по Калабухову, 1936) (*А*—замерзание без переохлаждения, *В*—переохлаждение, *С*—переохлаждение без замерзания).

Было также установлено, что скорость понижения температуры тела может влиять на длительность и глубину переохлаждения (Калаухов, 1935, 1936; Граевский, 1939).

Неодинакова способность к переохлаждению у крупных и мелких животных, у одетых препятствующими потере тепла покровами и лишенных их и, наконец, у обладающих сухой или влажной поверхностью тела.

У рыб и земноводных, имеющих влажные покровы, кристаллы льда, образующиеся на поверхности тела, вызывают замерзание

жидкостей в организме сразу же после охлаждения до температуры ниже нуля. Поэтому явление переохлаждения у этих двух классов можно наблюдать охлаждая их вместе с водой в сосудах малого объема (Платонов, Персон и Шмидт, 1936) или предварительно высушивая с поверхности (Мацко, 1948). Рыбы и земноводные, не обладая способностью к переохлаждению, выработали ряд приспособлений, позволяющих им частично промерзать с поверхности. Так как такое образование льда происходит на значительную глубину от поверхности тела, рыбы или лягушки кажутся совершенно затвердевшими, но, как это установлено (Калабухов, 1934, 1946; Шмидт, 1948; Мацко, 1948), оживление организма земноводных возможно лишь в том случае, если лед не образовался во внутренних органах. Тем самым, вопрос о возможности анабиоза при полном замерзании, как мы отмечали около 15 лет тому назад (Калабухов, 1936), и сейчас решается отрицательно: организм, промерзший полностью, погибает.

В последние 10—12 лет была детально изучена возможность пребывания живых существ при температуре ниже нуля в своеобразном состоянии затвердения жидкостей их тела (остеклении), резко отличающемся от льдообразования.

Установлено, что при резком охлаждении, примерно до —90—180°, жидкости могут затвердевать без образования кристаллов льда таким образом, что размер и положение их молекул не меняется, а следовательно, и не происходит гибельных для организма разрушений клеток и тканей. Это остекленение при глубоком охлаждении не удавалось пока наблюдать у наземных животных (Граевский, 1948), но их зачаточные клетки и в частности сперматозоиды легко переносят витрификацию в течение нескольких недель и дают потом нормальное потомство (Смирнов, 1949, 1950).

Закономерности действия температурных условий значительно сложнее для млекопитающих и птиц. Большинство из них является животными с постоянной температурой тела, или гомотермными* Поэтому у большинства видов млекопитающих и птиц изменение температуры среды не сопровождается соответствующими изменениями температуры тела. Вследствие этой причины температурные пределы жизни и нормальной жизнедеятельности у этих форм, в зависимости от того, будем ли мы учитывать изменения температуры тела или колебания температуры среды, будут резко отличны (рис. 3).

К таким формам с постоянной температурой тела относятся почти все виды птиц и большинство видов млекопитающих.

Все же виды обеих групп в определенном возрасте или состоянии обладают способностью изменять температуру своего тела в широких пределах. К таким формам принадлежат примитивные млекопитающие (однопроходные и сумчатые), виды, впадающие в спячку, птенцы и новорожденные зверьки. Если для гомотермных

---

* См. сноску на стр. 10.

животных понижение или повышение нормальной температуры тела на 3—4° вызывает смерть, то впадающие в спячку млекопитающие (рукокрылые и некоторые виды грызунов и насекомоядных)

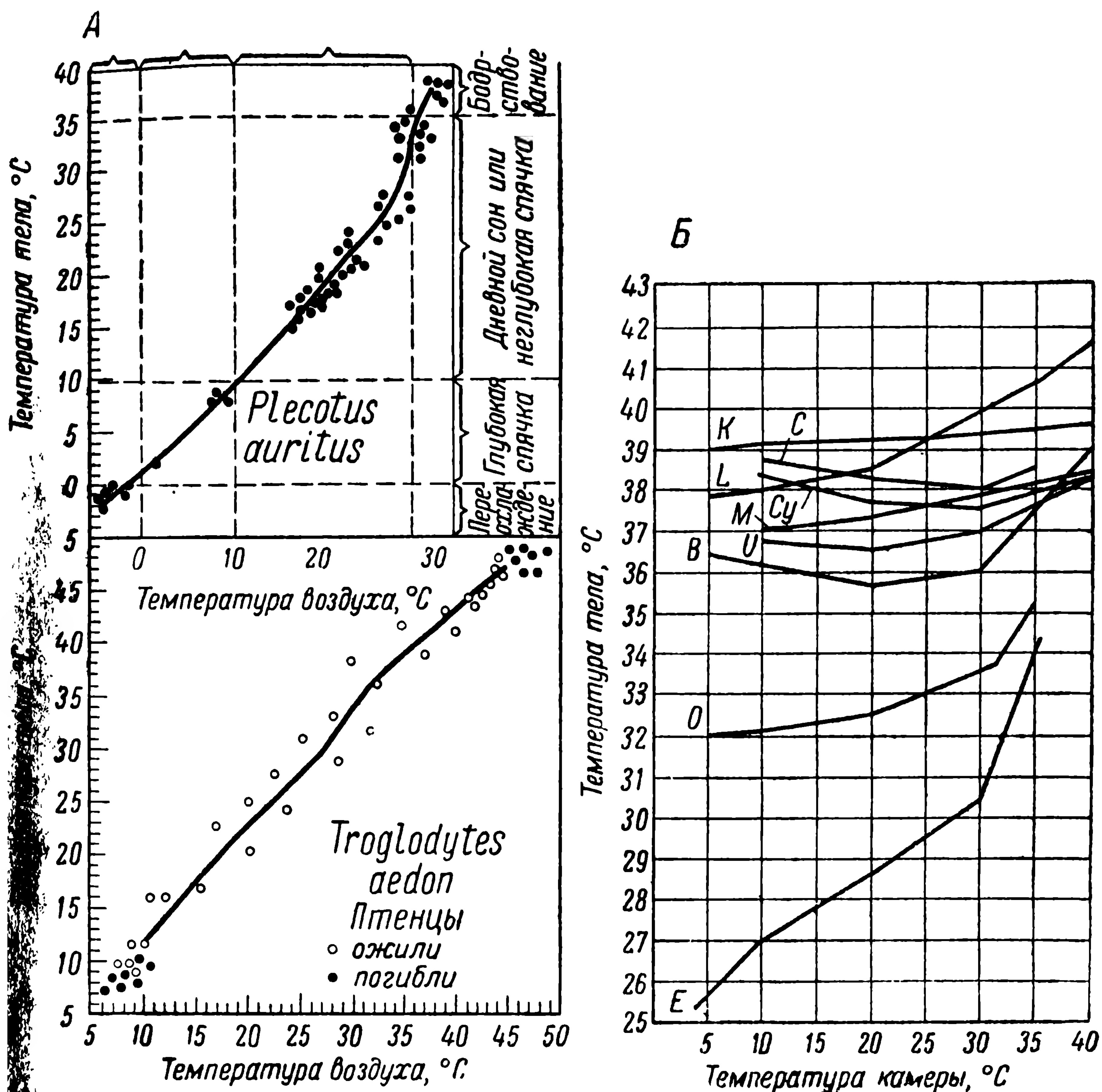


Рис. 3. Зависимость температуры тела от температуры среды (выше 0°) у ушана *Plecotus auritus* L. (по Эйзентрауту, 1934), птенцов крапивника *Troglodytes aedon* Viell. (по Болдуину и Кенди, 1932) и некоторых видов млекопитающих (по Слониму, 1937):

E—ехидна; *B*—сумчатая крыса; *O*—утконос; *U*—медведь; *K*—кошка; *L*—кролик; *C*—собака; *Cy*—гамадрилл; *M*—макак.

могут охлаждаться до 0° и даже ниже (Калабухов, 1946), а птенцы и новорожденные млекопитающие переносят без вреда для себя охлаждение примерно до +10° — +15°.

Так, например, птенцы крапивника (*Troglodytes aedon*) в возрасте от 1 до 3 дней оживают после охлаждения тела до +9,4— +10,4° (Болдуин и Кенди, 1932). Птенцы чаек (*Larus ridibundus*) в возрасте 2—3 дней переносят охлаждение до +4,5 —

+5,0°, в то время как цыплята в том же возрасте оживают только в том случае, если температура их тела не снижалась ниже +10° (Рюмин, 1939). Рольник (1947) установила, что у ряда видов северных птиц (чаек, кайр, чистика и тупика) птенцы могут проводить в состоянии «мнимой смерти» при температуре тела +7,3 — +13,6° до двух часов. Новорожденные мышата (*Mus musculus*) переносят охлаждение до +6 — +8°, обыкновенные полевки (*Microtus arvalis*) в возрасте 1—3 дней до +4 — +5° (Стрельников, 1940), а щенки до +2 — +3° (Синицын, 1923).

Наконец, существует группа млекопитающих с несовершенной терморегуляцией («гетеротермные»). Они могут и во взрослом состоянии охлаждаться до температуры +25 — +15°. К гетеротермным относятся некоторые виды мелких грызунов: полевки до +10—+20°, по Стрельникову, 1940; мыши до +19—+21° см. рис. 2, В; черные крысы до +14 — +15°, *Monotremata* (утконосы и ехидны), некоторые сумчатые и неполнозубые до +22 — +30° (по исследованиям Миклухи-Маклая и других авторов). Довольно широки пределы понижения температуры тела у взрослых особей некоторых видов птиц. Так, оживают после охлаждения до +23,9—+29,4° взрослые крапивники (*Trogtodytes aedon*) и до +32,2—+35,0° многие другие певчие птицы (*Richmondella*, *Spizella*, *Dumetella* — Болдуин и Кенди, 1932). Рюмин (1936) установил, что взрослые чайки (*Larus ridibundus*) оживают после понижения температуры их тела до +22,5 — +25,0°.

Необходимо отметить, что в отношении перегревания столь резкого различия среди этих групп животных не встречается. Для всех млекопитающих повышение температуры тела выше +41 — +42° вызывает смерть (Рюмин, 1939), точно так же как и для птиц, которые переносят перегревание до +45,0 — +45,6°, но гибнут при +46,2 — +47,9° (крапивники, Болдуин и Кенди, 1932; чайки, Рюмин, 1939). Так же ведут себя и пресмыкающиеся (Рюмин, 1939).

Небольшая изменчивость верхней температурной границы жизни связана, повидимому, с тем, что температура выше +42—+45° вызывает резкие нарушения в деятельности нервной системы, которые приводят к смерти. Терпимость нервной ткани к понижению температуры тела значительнее. Так, даже у гомотермных млекопитающих и птиц нервная ткань обладает способностью функционировать при температуре ниже +10°. По нерву кошки возбуждение перестает передаваться лишь при температуре +7,0°, а у кролика — при +3,8 — +7,4° У впадающих в спячку животных способность реагировать на возбуждение сохраняется при еще более низкой температуре. Так, например, для ежа этот предел равен +1,4 — +6,4° (Белерадек, 1935). Поэтому существующее различие в способности охлаждаться объясняется главным образом другой причиной — неодинаковым подавлением разных функций при понижении температуры тела. Так, например, хотя возбуждение в нерве у кошки и кролика прекращается лишь при температуре

+3,8 — +7,4°, сердце у этих животных останавливается уже при температуре +14 — +16,5°. Вследствие этого понижение температуры тела может нарушить координацию процессов в организме и вызвать смерть. В связи с этим различные системы и органы у гомотермных животных, млекопитающих, впадающих в спячку, птенцов и новорожденных обладают разной способностью к охлаждению. Так, сердце цыпленка сокращается еще при температуре +5 — +6°, а у летучих мышей даже при +3 — +4° (Калабухов, 1935). У пойкилотермных животных стойкость к охлаждению также весьма различна в зависимости от того, являются ли эти виды обитателями умеренного пояса или южных широт (Кожанчиков, 1937) *.

Изложив вкратце данные об особенностях колебаний температуры тела разных групп наземных позвоночных, имеющих, несомненно, приспособительное значение, перейдем к описанию действия температуры среды на организм. Совершенно очевидно, что этот фактор внешней среды играет особенно большую роль в жизни тех форм, которые не обладают способностью поддерживать температуру тела на постоянном уровне. Но и для видов птиц и млекопитающих, колебания температуры тела которых сравнительно невелики, изменение температуры воздуха также резко влияет на их жизнедеятельность, изменяя скорость и интенсивность многих процессов. В связи с этим возникает ряд вопросов. Прежде всего важно установить, каков предел колебаний температуры среды, при которых может жить тот или иной вид животных, и выяснить, каковы причины его гибели при этих крайних условиях.

Необходимо также установить, как влияет изменение температуры среды на жизнедеятельность в этих пределах и, наконец, попытаться выяснить температурные пределы нормальной жизнедеятельности, т. е. зону оптимума.

Все эти вопросы представляют большой интерес для эколога, так как установление подобных зависимостей в ряде случаев позволило бы выяснить причины распространения животных в тех или иных районах или местообитаниях, вскрыло бы причины сезонных изменений их численности и активности и дало бы ценный материал для разрешения многих других практических и теоретических вопросов, например для выяснения возможности акклиматизации данного вида в той или иной зоне или для изучения путей приспособления к внешним условиям. Чтобы изложить материал по данному вопросу в отношении к наземным позвоночным, мы вначале рассмотрим, как на них влияет понижение температуры среды ниже оптимума, а затем действие повышения температуры. Характер действия температуры среды на жизнедеятельность наземных по-

---

* Вывод о значении неодинакового подавления низкой температуры разных процессов был высказан автором впервые в 1933 г. (Зоологический журнал, т. XII, вып. 4) и обоснован другими данными в сводке «Спячка животных» (1936, 1946). Позднее он получил подтверждение в исследованиях И. В. Кожанчикова по насекомым (1936, 1946) и В. А. Пегеля по позвоночным (1947).

звоночных позволяет разделить этих животных на несколько групп, по разному реагирующих на охлаждение или согревание.

Наиболее простой тип реакции наблюдается у земноводных, пресмыкающихся, птенцов и новорожденных зверьков. Изменение температуры воздуха вызывает у них соответствующие изменения температуры их тела и интенсивности физиологических процессов в организме. Некоторые мелкие или не имеющие густого меха виды млекопитающих, впадающие в спячку (летучие мыши, мышевки и тушканчики), также легко изменяют температуру тела в зависимости от температуры среды в пределах, характерных для этой группы животных.

Это изменение температуры тела связано с соответствующими изменениями в интенсивности процессов обмена веществ. В частности скорость кровообращения, интенсивность дыхания и газообмен у этих видов изменяются соответственно колебаниям температуры воздуха (см. рис. 3). Так, например, если в активном состоянии при температуре тела +35 — +38° у сусликов (*Citellus tridecemlineatus*) число дыханий в 1 мин. колеблется от 100 до 360, то в состоянии спячки при температуре тела от +13,4 до +2,8° зверьки делают от 15 до 1 дыхания в минуту (Калабухов, 1946). Болдуин и Кенди (1932) приводят следующие данные о влиянии температуры на дыхание однодневных птенцов крапивника (*Troglodytes aedon*):

Таблица 1

Температура тела	28,3°	25,6°	22,2°	16,7°	15,0—13,9°	13,9—9,4°
Число дыханий в минуту	24	10	6	2	1	0,66*

* Остановка дыхания.

О замедлении интенсивности обмена веществ у птенцов крапивника свидетельствует длительность их выживания без корма при разной температуре. При температуре воздуха от +16 до +18° они могли жить без пищи в среднем 30 час., в то время как при температуре от +36 до +38°, когда интенсивность обмена и затрата резервов питательных веществ в их организме была значительно выше, птенцы жили всего 12 час. Эта высокая степень зависимости организма птенцов и новорожденных зверьков от температурных условий внешней среды связана с их небольшими размерами и отсутствием шерсти и пуха.

Значение размеров тела для потери тепла установлено рядом исследований. Интенсивность теплопотери определяется отношением поверхности тела к его объему $\left(\frac{P}{V}\right)$. Так как с увеличением

размеров тела поверхность растет пропорционально квадрату поперечника, а объем пропорционально кубу поперечника, это отношение уменьшается, и на единицу объема будет приходиться меньшая поверхность. Приведем в качестве примера определение отношения поверхности к объему у новорожденных и взрослых летучих мышей (*Nyctalus noctula Schr.*), по Калабухову (1935):

Таблица 2

Отношение поверхности к объему у летучих мышей (*Nyctalus noctula* Schr.)

Возраст	Вес тела в *г*	Поверхность тела в *см*^{2}	Объем тела в *см*^{3}	Отношение поверхности к объему
Новорожденная . .	5,0	11,0	3,8	2,89
Взрослая . .	35,0	40,2	27,0	1,48

Второй причиной, облегчающей охлаждение новорожденных млекопитающих и птенцов, служит отсутствие мехового, перового или пухового покрова, который не только препятствует потерям тепла, но и увеличивает объем тела животного (табл. 3). Как только эти покровы достигают необходимой густоты и размеров, животные перестают легко охлаждаться и превращаются в гомотермных животных (рис. 4).

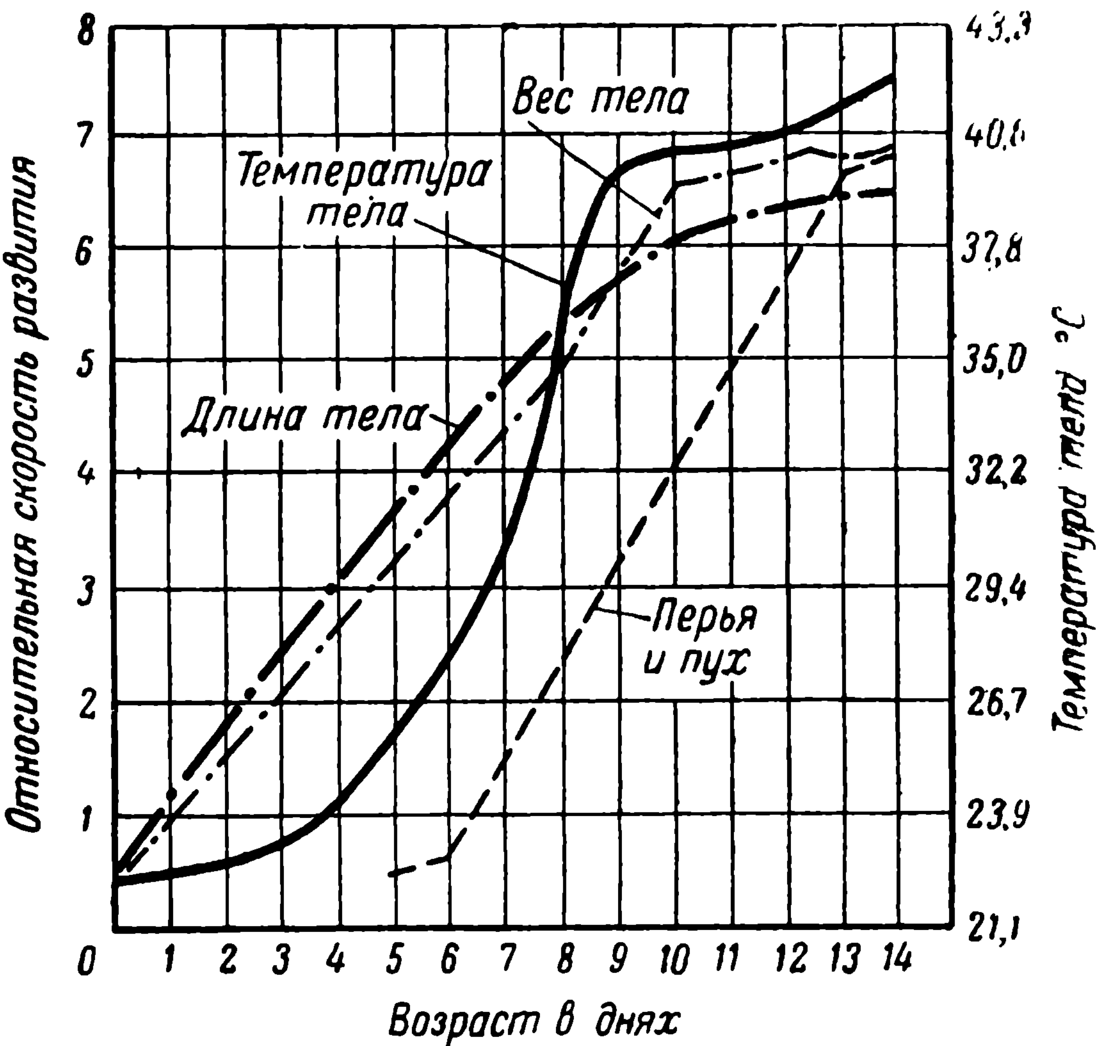


Рис. 4. Развитие терморегуляции у птенцов крапивника (*Troglodytes aedon* Viell.), содержавшихся при +22° (по Болдуину и Кенди, 1932).

Характерно, что птенцы выводковых птиц, покрытые пухом с первых же дней выхода из яиц, довольно стойки к охлаждению. Опыты Рюмина (1939) с птенцами чаек и цыплятами показали, что для понижения температуры их тела необходимо охлаждать его при температуре, близкой к 0°, или смачивать пух. О значении пухового покрова у птиц для теплоотдачи можно судить по данным Пренгловица (1932), определявшего отношение поверхности к объему тела четырех видов птиц в пере и без перьев. При отсутствии перьев поверхность

теплоотдачи (отношение поверхности к объему тела) увеличивается примерно в полтора раза (табл. 3).

Летучие мыши, мышовки и тушканчики тоже весьма легко охлаждаются, потому что их волосяной покров короток и редок по сравнению с другими млекопитающими, впадающими в спячку.

Таблица 3

Отношение поверхности к объему у птиц

Виды птиц	В перьях	Без пера	В %
Неясыть (*Strix aluco*) .	2,424	3,770	155%
Голубь (*Columba livia*) . .	2,581	3,173	122%
Кряква (*Anas platyrhynchos*) .	2,642	3,355	127%
Поганка (*Lophaetya cristata*) . .	2,805	3,686	131%

Сходная реакция на изменение температуры среды наблюдается у других видов млекопитающих, впадающих в спячку: у сусликов, сонь, хомяков, сурков и ежей. Отличие их от мелких видов заключается лишь в том, что понижение температуры воздуха в пределах примерно до +15 — +12° не вызывает у них соответствующего изменения в интенсивности обмена веществ и понижения температуры тела, и только после падения температуры тела ниже +12 — +10° начинается впадение в оцепенение. Это отличие связано с тем, что вследствие крупных размеров (сурки, суслики, ежи) или наличия густого меха (сони), эти зверьки меньше теряют тепла при температуре до +12 — +15° по сравнению с летучими мышами, мышовками и тушканчиками. О зависимости температуры тела этих животных от температуры среды мы можем судить по данным ряда авторов (Калабухов, 1936; Ралль, 1931 и др.).

Гомотермные птицы и млекопитающие, поддерживающие температуру тела на постоянном уровне, по-иному реагируют на изменение температуры среды. Понижение температуры воздуха вызывает у них повышение интенсивности обмена веществ, сопровождающееся усиленным образованием тепла (Крог, 1916; Слоним, 1937, 1938; Джайа, 1938; см. табл. 4 и рис. 5).

Это усиление интенсивности обмена веществ при понижении температуры воздуха позволяет гомотермным животным поддерживать температуру тела на постоянном уровне даже в тех случаях, когда температура среды понижается на несколько десятков градусов ниже температуры тела (табл. 4). Многие из видов птиц и млекопитающих легко переносят морозы, доходящие до —35—40°, когда разница температур тела и среды достигает 75—80°. В табл. 5 приводим ряд цифр, полученных в экспериментальных и природных условиях и свидетельствующих об этой способности гомотермных животных препятствовать охлаждению тела.

Таблица 4

Влияние температуры воздуха на интенсивность обмена веществ и теплообразования у гомотермных животных

Вид	Определяемый показатель	Температура воздуха в °C							
		−14 −10	0 +1,5	+11 +14	+20 +21	+27 +29	+30 +34	+35 +37	+39 +40
Морская свинка (*Cavia cobaya*)	Выделение CO_2 в граммах на 1 *кг* веса тела в 1 час	—	2,9	2,15	1,71	—	1,32	1,27	1,45
Крыса (*Rattus norvegicus*) (альбинос)	Выделение тепла в калориях на 1 $м^2$ поверхности в 24 часа	1573	1520	1194	836	—	591	—	—
Горлинка (*Turtur turtur*)	То же	—	—	1758	—	1030	800	590	750
Воробей (*Passer domesticus*)	Потеря в весе за 1 час в процентах начального веса тела	1,4	1,1	—	0,8	—	0,7	0,9	1,5
Крапивник (*Troglodytes aedon*)	То же	2,8	2,0	—	1,3	—	—	1,1	1,5

Таблица 5

Стойкость к охлаждению различных птиц и млекопитающих

Вид	Температура воздуха, при которой производилось наблюдение, в°С	Температура тела в°С	Разность между температурой тела и температурой воздуха в°С	Примечание
Крапивник *(Troglodytes aedon)*	— 13,9	не измерялась		В течение 4 час. пробыл при этой температуре
Зеленушка *(Chloris chloris)*	— 30,0	+ 41,2	71,2	В течение 30 мин. пробыл при этой температуре
Воробей *(Passer montanus)*	— 35,0	+ 43,0	78,0	В течение 20 мин. пробыл в этих условиях
Жаворонок *(Alauda arvensis)*	— 30,0	+ 40,0	70,0	В течение 2 час. пробыл в этих условиях
Голубь *(Columba livia)*	— 70,0	+ 40,6	110,6	В течение часа пробыл при этой температуре
Крыса *(Rattus norvegicus)*	— 20,0	+ 35,0	55,0	В течение часа понизилась от 36 до 35°.
Кролик *(Oryctolagus cuniculus)*	— 45,0	+ 38,2	83,2	В течение 3,5 час. пробыл при этой температуре
Беляк *(Lepus timidus)*	— 29,4	+ 38,3	67,7	Измерения производились у животных, пойманных в природе
Песец *(Alopex lagopus)*	— 35,6	+ 41,1	76,7	
Волк *(Canis lupus)*	+ 32,8	+ 40,5	73,3	

Таблица 6

Продолжительность выживания (в часах) воробьев (*Passer domesticus*) и крапивников (*Troglodytes aedon*) без корма при разной температуре

Вид птицы и период исследования	Температура воздуха в °C									
	− 14,9 − 13,9	− 9,6 − 10,2	− 4,3 − 2,3	+ 0,3 + 1,5	+ 19,8 + 22,2	+ 25,1	+ 30,4	+ 33,4 + 33,5	+ 35,9 + 36,5	+ 38,4 + 39,1
Домовый воробей (*Passer domesticus*) (лето—июнь, июль, август)	11,4	10,5	14,1	17,9	36,6	39,0	—	47,9	32,6	13,6
Домовый воробей (*Passer domesticus*) (зима—декабрь, январь, февраль)	21,4	20,5	20,5	23,7	63,3	—	72,5	76,1	45,5	9,9
Крапивник (*Troglodytes aedon*) (лето)	4	—	—	8	20	—	—	—	33	18

Так как интенсивный обмен в организме гомотермных животных при низкой температуре связан с быстрым расходованием запасов питательных веществ, в частности жира и гликогента, эти животные быстро теряют в весе и при недостаточном питании погибают. Такая зависимость имеет большое значение для возможности пребывания некоторых видов птиц и млекопитающих в северных широтах в зимнее время года. Было показано, что воробьи (*Passer domesticus*) и крапивники (*Troglodytes aedon*), кормящиеся только днем, при низкой температуре не могут пережить ночной продолжительности, которая характерна для северных широт в зимнее время. При более высокой температуре они могут оставаться без корма более суток (табл. 6).

Эта закономерность характерна также и для млекопитающих. Установлено, что белые крысы, содержавшиеся без корма при температуре воздуха +16°, выживают в среднем 11 дней, в то время как при +26° продолжительность их жизни была в среднем равна 16,5 дня. При этом потеря тепла на 1 $м^2$ поверхности тела в первом случае достигала 1260 калорий в течение часа, в то время как при +26° крысы в начале опыта теряли 700 калорий, постепенно понижая теплопотерю до 400 калорий в течение часа.

Для земноводных, пресмыкающихся, зимоспящих млекопитающих, птенцов птиц и новорожденных млекопитающих, у которых существует прямая зависимость между температурой воздуха, температурой тела (см. рис. 2 и 3) и интенсивностью обмена веществ, охлаждение вызывает обратный эффект, удлиняя продолжительность их жизни без корма. Хорошо известно, что млекопитающие, впадающие в спячку, проводят в состоянии оцепенения при температуре тела от +10 до +2° от 6 до 7,5 месяцев, в то время как при голодании в активном состоянии они погибают через 2—3 дня. Для птенцов и молодых зверьков, постепенно превращающихся из животных с переменной температурой тела в гомотермных, продолжительность жизни без корма при разных температурах меняется с возрастом. Новорожденные млекопитающие и птенцы, только что вышедшие из яиц, живут дольше при низкой температуре, в то время как взрослые реагируют обратно. Болдуин и Кенди (1932) приводят интересные данные по этому вопросу (табл. 7).

Таблица 7

Продолжительность жизни при голодании птенцов крапивника (*Troglodytes aedon*) разного возраста при разной температуре

Температура воздуха \ Возраст птенцов	2 часа	2 дня	4 дня	7 дней	11 дней	15 дней
От +16 до +18°	30 час.	25 час.	26 час.	16 час.	16 час.	16 час.
От +36 до +38°	12 час.	22 час.	—	32 час.	47,5 час.	57 час.

Описанные типы зависимости интенсивности обмена веществ от температуры среды представляют разные формы приспособлений и играют важную роль в жизни наземных позвоночных. Они хорошо иллюстрируют и стадийность развития этих животных.

Переходим к действию высокой температуры на животных.

По приведенным в табл. 4 данным можно сказать, во-первых, что повышение температуры воздуха вызывает увеличение интенсивности дыхания и обмена веществ не только у пойкилотермных,

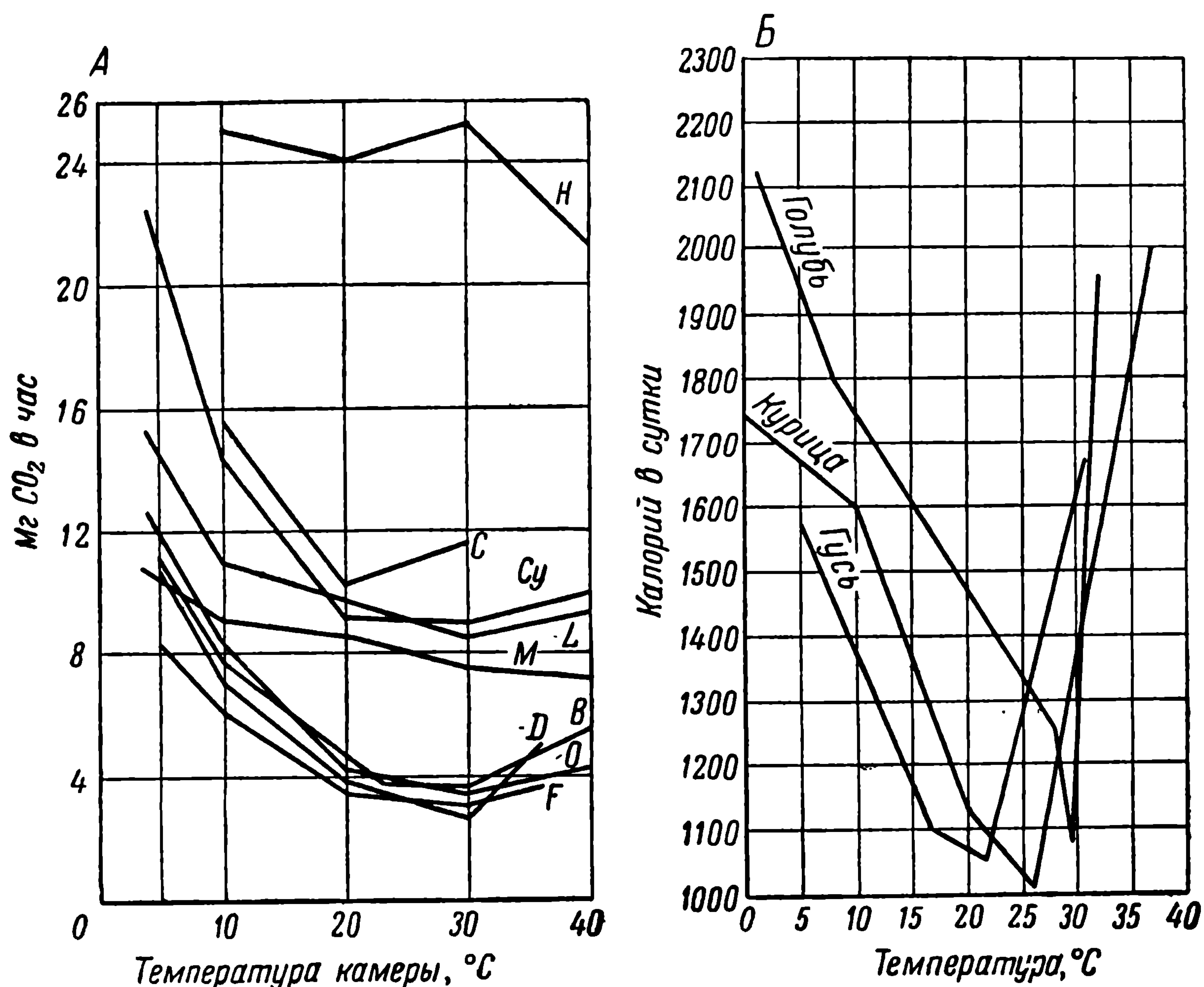


Рис. 5. Выделение углекислоты и теплообразование при разной температуре у млекопитающих и птиц (по Слониму, 1937): *О* — утконос; *Д* — двуутробка; *В* — сумчатая крыса; *L* — кролик; *Е* — собака; *М* — макак; *Су* — гамадрилл; *Н* — человек; *F* — опоссум.

но выше определенного предела также и у гомотермных — птиц и млекопитающих (Слоним, 1937, 1938). Таким образом, зависимость интенсивности обмена от температуры среды для гомотермных форм носит характер кривой оптимума (рис. 5). Температура среды, обмен при которой минимален, называется обычно нейтральной (Слоним, 1937, 1938), потому что в этих условиях животное находится в тепловом равновесии со средой. Повышение температуры воздуха выше этого предела вызывает перегревание животного, а понижение влечет за собой повышение интенсивности обмена для поддержания температуры тела.

Во-вторых, что у одних видов, обладающих хорошо развитой способностью к терморегуляции, нейтральная зона четко выражена (птицы, морская свинка, гамадрилл, динго). У других терморегу-

ляция выражена слабо и нейтральной зоны практически нет (макаки). Также отличны абсолютные пределы нейтральной зоны, например, у разных видов птиц (см. рис. 5).

Останавливаясь на влиянии высокой температуры на обмен веществ у птиц и млекопитающих, необходимо указать, что это влияние имеет некоторые особенности по сравнению с усилением обмена при низкой температуре. В частности при учащении дыхания (так называемом полипноэ), происходящем при высокой температуре, резко усиливается потеря воды с поверхности легких, дыхательных путей и слизистой полости рта. Это связано с уменьшением глубины дыхания. Так, по литературным данным, при изменении температуры воздуха от 6—9° до 32—37° у коров происходят изменения в дыхании, приведенные в табл. 8.

Таблица 8

Зависимость дыхания коров от температуры

Показатели	+6—+9°	+32—+37°	Изменение в %
Число дыханий в 1 мин.	15,5	46,0	298
Объем вентиляции (литров в минуту) .	52,0	105,0	200
Объем дыхания (литров на одно дыхание)	3,4	2,2	64

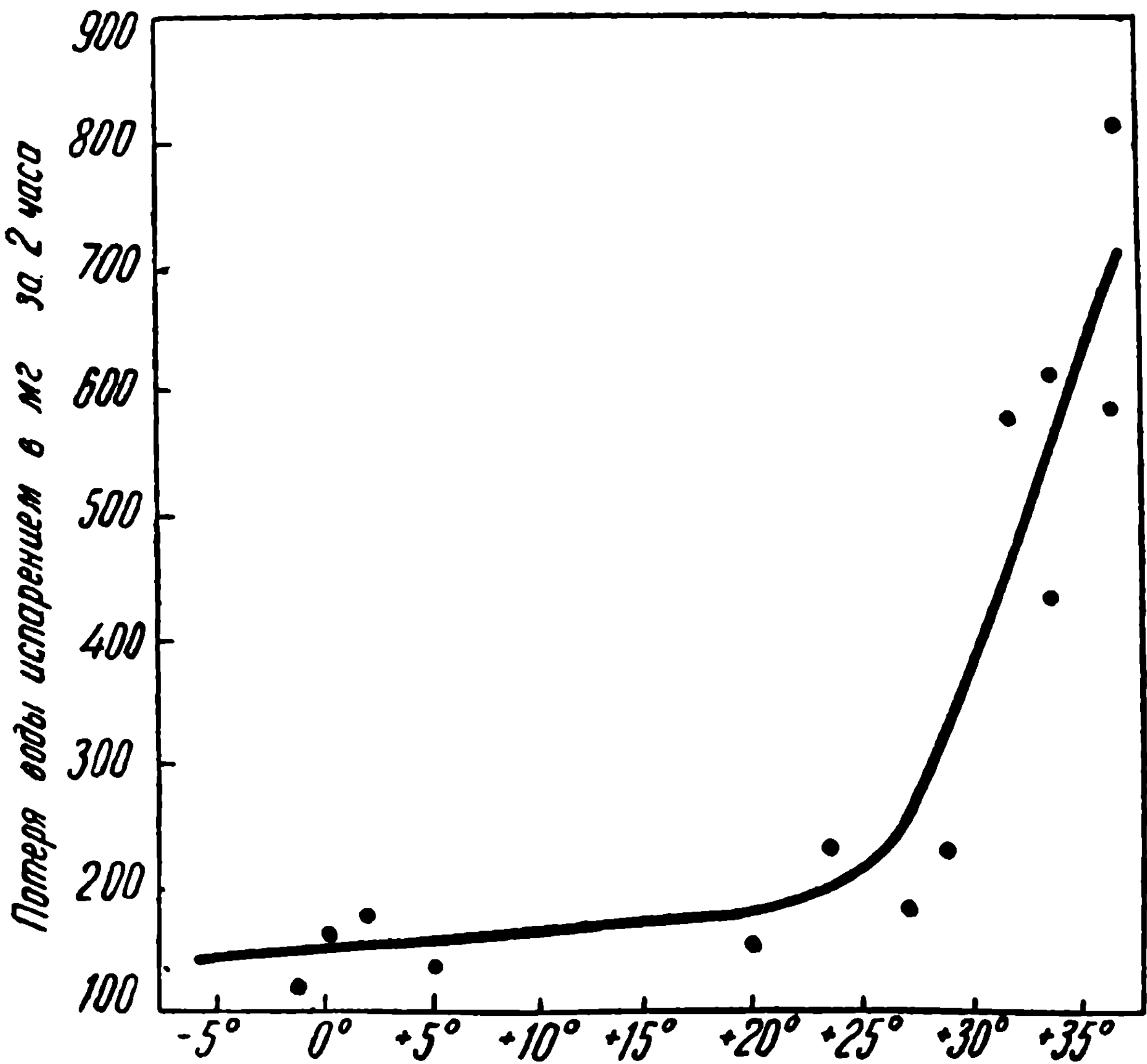


Рис. 6. Потеря воды испарением через легкие у воробьев (Passer domesticus) при разной температуре воздуха (по Кенди, 1934).

Для птиц установлено, что в то время как при повышении температуры воздуха от —1,1 до +27,0° потеря воды легкими изменяется в незначительных пределах, при повышении температуры от +29 до +36° она возрастает в 3—4 раза (рис. 6). Равным образом у земноводных и пресмыкающихся испарение влаги с поверхности легких тем интенсивнее, чем выше температура воздуха. Интенсивное испарение при высокой температуре среды, вызывая охлаждение поверхности легких, играет у птиц и млекопитающих важную роль в теплоотдаче и поддержании температуры тела на постоянном уровне. Не менее важное значение в терморегуляции при высокой температуре среды имеет испарение воды поверхностью кожи (рис. 7) различно выраженное у разных форм наземных позвоночных (Слоним, 1937). Но, разумеется, эти механизмы

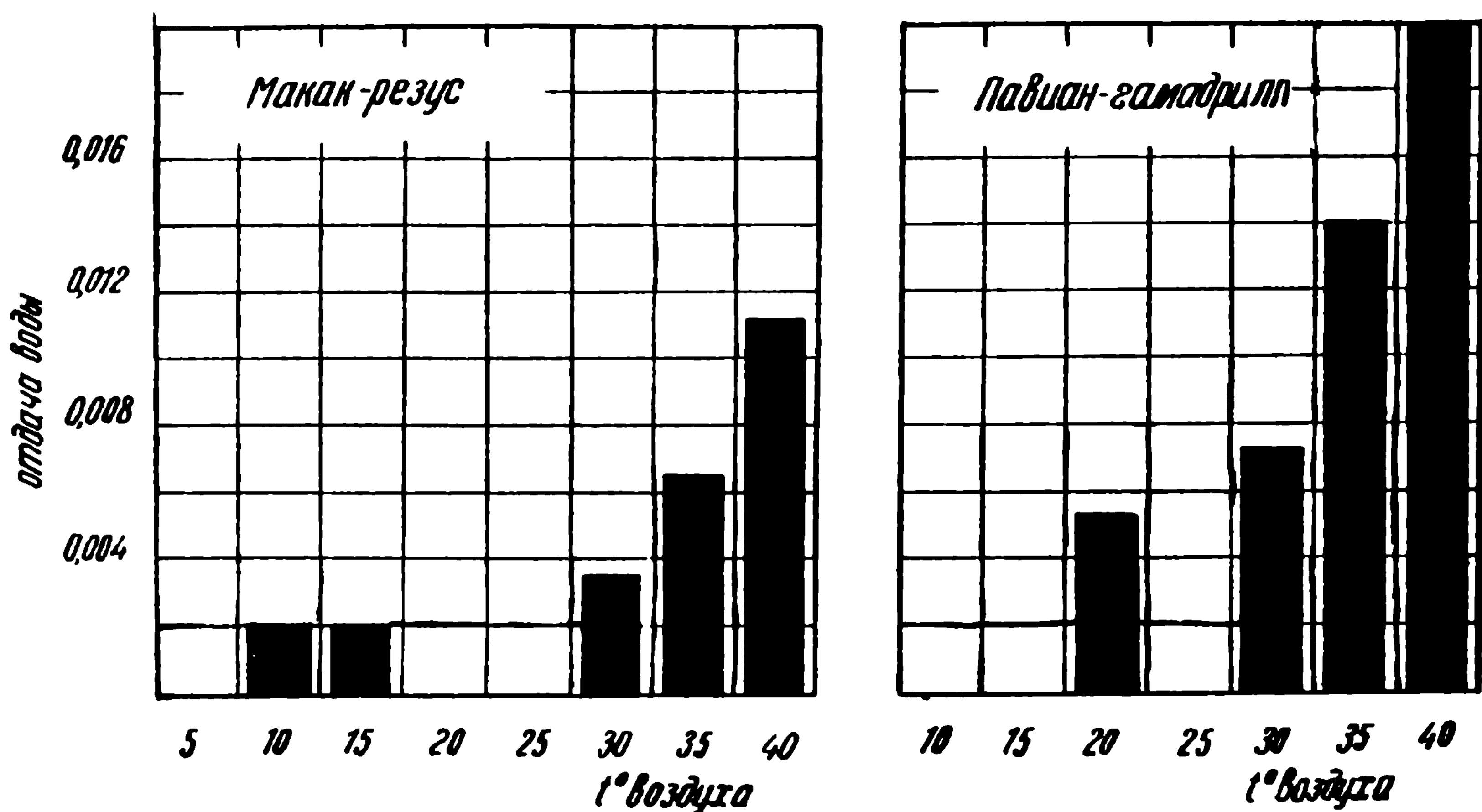


Рис. 7. Отдача воды с поверхности кожи при разной температуре воздуха у макаков и павианов (по Слониму и Щербаковой, 1939).

могут действовать лишь в течение определенного сравнительно ограниченного времени, так как усиленное испарение сопровождается потерей влаги и интенсивным падением в весе. Если животных оставить без воды или влажного корма, то при высокой температуре они погибают значительно быстрее, чем при оптимальной («нейтральной») (см. табл. 6). Несомненно, для ряда явлений в жизни позвоночных имеет большое значение увеличение интенсивности обмена при повышении температуры воздуха выше определенного предела (оптимальная для земноводных и рептилий, нейтральная для гомотермных).

Заканчивая характеристику действия температурных условий на процессы в организме птиц и млекопитающих, мы должны остановиться на специфических приспособлениях, позволяющих этим животным избегать неблагоприятного воздействия высокой и низкой температур. Помимо описанных выше физиологических реакций, обеспечивающих существование животных в неблагоприятных

условиях (повышение интенсивности обмена и теплообразования при низкой температуре, способность к впадению в спячку и к переохлаждению при температуре ниже 0°, испарение воды поверхностью легких при высокой температуре у птиц и млекопитающих), имеется много других особенностей, предохраняющих животных от неблагоприятного действия высокой и низкой температур.

Широко распространенным приспособлением служит выбор среды, температура которой близка к оптимальным условиям. Ночной образ жизни многих наземных позвоночных часто оказывался средством, позволяющим избегать действия высокой температуры. Прячась днем в дуплах, гнездах и норах, температура которых значительно ниже, животные избегают гибельного для них перегревания. О способности животных выбирать определенные температурные условия можно судить по исследованиям ряда авторов (Гертер, 1934, 1936; Калабухов, 1939-б; Рюмин, 1939; Пономарев, 1944). Первый из этих авторов сконструировал прибор, в котором создавался температурный градиент от +5 до +45°, и установил, какую температуру выбирали грызуны и летучие мыши разных видов *. Эта методика была применена последующими исследователями на ряде других объектов (табл. 9 и рис. 8).

Гертер считал, что этот выбор определенных температур связан с особенностями условий существования того или иного вида животных. Он отметил, что зверьки, живущие в разных зонах и разных местообитаниях, предпочитают разные температуры. Так, из трех видов полевок более теплолюбивой оказалась обыкновенная (*Microtus arvalis*), живущая в более сухих местах.

Водяная крыса (*Arvicola terrestris*), живущая в сырых местах, на заливных лугах и по берегам водоемов, выбирает наиболее низкую температуру воздуха. Рыжая полевка (*Clethrionomys glareolus*) — обитатель лесов, занимает промежуточное место среди полевок.

Точно так же северные виды ночниц (*Myotis bechsteinii*) предпочитают более низкие температуры, чем широко распространенные *Myotis daubentonii* и *M. dasycneme*.

Однако последующие исследования показали, что величина термотактического оптимума определяется не прямой зависимостью от условий обитания того или иного вида, а отличиями в терморегуляции и в частности в теплоотдаче. Так, виды, ведущие сходный образ жизни, но отличающиеся размерами, обладают разным «термотактическим оптимумом». Чем крупнее размеры особи, тем ниже лежит зона предпочитаемых температур, и наоборот, чем меньше размеры зверьков, тем ближе величина оптимума к температуре тела (см. табл. 9). Эта зависимость несомненно связана с большой потерей тепла мелкими зверьками и особенно ярко выражена в том, что молодые выбирают более высокую температуру, чем взрослые. В опытах Гертера (1936) новорожденные белые мыши и «танцую-

* Подробное описание прибора Гертера и техники проведения опытов с ними см. в разделе методики.

Таблица 9

Предпочитаемая температура некоторых видов наземных позвоночных

№ п/п.	Вид животного	Предпочитаемая температура в °С
	I. Пресмыкающиеся (Reptilia)	
1	Ящерица прыткая (*Lacerta agilis* L.)	38,64
2	Ящерица стенная (*Lacerta muralis* L.)	38,50
3	Ящерица (*Lacerta serpa Raf.*)	40,03
4	Ящерица живородящая (*Lacerta vivipara* Jaq.)	37,48
5	Веретеница (*Angius fragilis* L.)	28,48
6	Уж обыкновенный (*Natrix natrix* L.)	34,28
	II. Млекопитающие (Mammalia)	
	1. Грызуны (*Glires*)	
1	Соня садовая (*Eliomys quercinus* L.)	39,02
2	Полчек (*Glis glis* L.)	36,28
3	Мышь-малютка (*Micromys minutus* L.)	37,10
4	Полевая мышь (*Apodemus agrarius* Pall.)	36,14
5	Лесная мышь (*A. sylvaticus* L.)	26,44
6	Желтогорлая мышь (*A. flavicollis* Meleh.)	20,34
7	Домовая мышь (*Mus musculus* L.)	37,30
8	Крыса серая (*Rattus norvegicus* Erxl.)	34,98
9	Полевка обыкновенная (*Microtus arvalis* Pall.)	35,10
10	Полевка рыжая (*Clethrionomys glareolus* Schr.)	32,40
11	Водяная крыса (*Arvicola terrestris* L.)	28,15
12	Хомяк (*Cricetus cricetus* L)	29,47
13	Суслик малый (*Citellus pygmaeus* Pall.)	30,85
14	Суслик крапчатый (*Citellus suslica* Gueld.)	31,41
	2. Хищные (*Carnivora*)	
15	Лисица (*Vulpes vulpes* L.)	23,64
16	Песец (*Alopex lagopus* L.)	18,78
17	Хорек обыкновенный (*Putorius putorius* L.)	27,79
18	Хорек степной (*P. eversmanni* Less.)	25,31
19	Куница лесная (*Martes martes* L.)	28,10
	3. Летучие мыши (*Chiroptera*)	
20	Ночница Бехштейна (*Myotis. bechsteinii* Kuhl.)	39,04
21	Ночница Натерера (*M. nattereri* Kuhl.)	39,40
22	Ночница прудовая (*M. dasycneme* Boie)	42,04
23	Ночница Добентона (*M. daubentonii* Kuhl.)	42,44
24	Вечерница рыжая (*Nyctalus noctula* Schr.)	40,44
25	Кожан Нильсона (*Eptesius nilssonii* Keys et Blas.)	40,48
26	Ушан (*Plecotus auritus* L.)	39,46
27	Нетопырь-карлик (*Pipistrellus pipistrellus* Schr.)	41,48

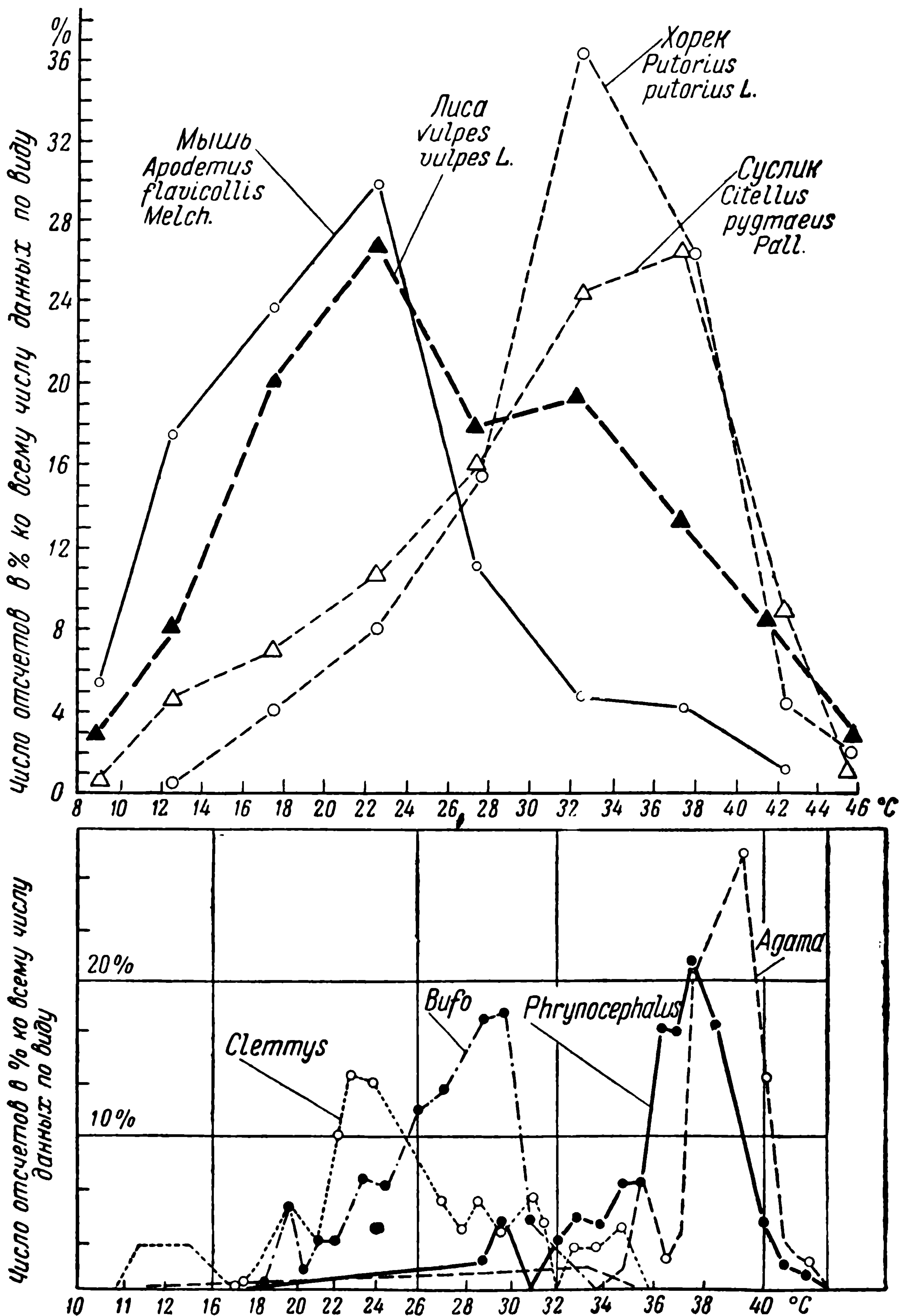


Рис. 8. Предпочитаемая температура некоторых видов земноводных, пресмыкающихся и млекопитающих (по Рюмину, 1939 и Калабухову, 1939, 1943, 1946).

щие» (*Mus musculus rotans*) выбирали температуру от +40 до +42°, в то время как взрослые альбиносы предпочитали температуру +34,65°, а «танцующие» +33,90° В противоположность этому у молодняка ящериц предпочитаемая температура ниже, чем у взрослых (+33,2 — +33,7° для однодневных *Lacerta vivipara* и +37,28— +37,54° для 50-дневных).

Так же ясно выражена связь между условиями теплоотдачи и термотактическим оптимумом у летучих мышей. Вследствие их мелких размеров, а также огромной поверхности теплоотдачи летательной перепонки термотактический оптимум для них, так же как и для новорожденных грызунов, почти равен температуре тела, колеблясь между +39,0 — +42,4°. Показано, что различия в густоте мехового покрова и толщине кожи у серых мышей и альбиносов определяют и различия в предпочитаемой температуре.

Так, у серых мышей температура тела равна +36,96° и у альбиносов +33,87° (Сахаров, 1933). У других мелких видов млекопитающих последняя также близка к температуре тела.

Все эти данные позволяют считать, что зону предпочитаемой температуры определяют особенности терморегуляции того или иного вида и в частности теплоотдача (размеры и форма тела, густота мехового или пухового покрова и т. д.). Поэтому она соответствует температуре, при которой животное находится в тепловом равновесии со средой и совпадает с зоной нейтральной температуры, установленной для гомотермных видов при изучении газообмена. В этом случае основной обмен и теплопродукция сведены к минимуму. Действительно, сравнивая эти величины для видов млекопитающих, изученных в отношении термотактического оптимума и газообмена при разной температуре, мы получили удивительно близкое совпадение (Калабухов, 1939-а, см. табл. 10 на стр. 30).

В связи с тем, что терморегуляция и в частности теплоотдача меняется от ряда условий, следует ожидать, что предпочитаемая данным видом температура будет меняться также в зависимости от влажности воздуха, состояния животных и мн. др. Пока исследований в этом направлении не произведено *.

Зона термотактического оптимума, как и зона нейтральной температуры, характеризуется минимальной активностью животного. Повышение или понижение температуры вызывает повышение его активности, вследствие чего животное двигается до тех пор, пока снова не попадает в условия теплового равновесия со средой (Калабухов, 1939-а). В связи с этим следует ожидать, что температура в гнездах и норах животных, когда они находятся в этих убежищах, также повышается примерно до этой величины (Ралль, 1939).

---

* Единственные исследования реакции поведения птиц в условиях градиента температуры воздуха, выполненные К. П. и П. А. Мальчевскими с курами разных пород, говорят о том, что и у этих гомотермных животных предпочитаемая температура среды связана с их породными отличиями терморегуляции.

Выбор температурных условий, близких к этому оптимуму, в природной обстановке весьма облегчается разнообразием рельефа, растительного покрова, наличием нор, гнезд и других убежищ. Ряд исследований показал, что представление о температурном режиме местообитаний животных, основанное на данных метеорологических станций, не соответствует действительности. Температура воздуха разнообразных убежищ, в которых проводят дневные часы многие виды животных, резко отличается от температуры воздуха над поверхностью земли (Кашкаров и Курбатов, 1929; Калабухов, 1929; Ралль, 1939).

Таблица 10

Связь между предпочитаемой и нейтральной температурой (по Калабухову, 1939)

Вид	Термотактический оптимум в°С	Нейтральная температура в°С
Морская свинка *(Cavia cobaya)*	36,2	35
Белая крыса *(Rattus norvegicus)*	33,2	33
Хомяк *(Cricetus cricetus)*	29,4	25
Суслик *(Citellus suslico* и *C. citellus)*	31,4	32,5

Выбор животными определенных температурных условий и особенностей микроклимата различных убежищ является одной из причин образования суточных и сезонных циклов их деятельности. Ряд дневных видов птиц и млекопитающих бывает недеятелен в жаркие часы дня, так же как и в холодное время ночью.

Изменение температуры воздуха в течение года тоже требует ответных приспособлений, выражающихся в изменении активности животных. Впадение в зимнюю спячку летучих мышей и некоторых видов грызунов и насекомоядных служит тому хорошим примером.

Если выбор определенных температурных условий является относительно пассивным приспособлением к неблагоприятной обстановке, то из активных способов, кроме отмеченных уже выше физиологических реакций — усиления или замедления обмена и теплообразования, необходимо указать на изменения в строении покровов, препятствующих отдаче тепла. Почти все виды млекопитающих северных и умеренных широт надевают на зиму густой, длинный и теплый зимний мех, и наоборот, на лето остаются с коротким летним. Эти изменения резко меняют теплопроводность меха. У птиц после летней линьки также вырастают перо и густой и теплый пух. Изучение изменений по сезонам количества перьев и пуха у 21 вида птиц воробьиных показало, что в то время, как летом вес перьев и пуха составляет у взрослых птиц от 3,3 до 5,5% веса тела, а у молодых от 2,8 до 4,1%, осенью и зимой вес этих покровов составляет от 4,5 до 9,4% (табл. 11).

Таблица 11

Сезонные изменения в весе перьев и пуха у птиц

Вид	Лето (июнь, июль, август)						Осень (сентябрь, октябрь, ноябрь)			Зима (декабрь, январь, февраль)		
	взрослые			молодые			взрослые			взрослые		
	число птиц	вес перьев в г	вес перьев в % от веса тела	число птиц	вес перьев в г	вес перьев в % от веса тела	число птиц	вес перьев в г	вес перьев в % от веса тела	число птиц	вес перьев в г	вес перьев в % от веса тела
Воробей (*Passer domesticus*) .	15	1,200	4,5	17	0,814	3,0	14	1,723	6,4	22	1,547	5,6
Синица (*Penthestes atricapillus*) .	3	0,443	4,2	2	0,405	4,1	—	—	—	5	0,695	5,9
Поползень (*Sitta carolinensis*) .	4	1,104	5,4	2	0,903	3,0	—	—	—	5	1,264	6,0

Меховой покров и перо играют роль изоляторов главным образом потому, что между ними имеется слой воздуха, являющийся плохим проводником тепла. Этот слой меха или перьев вместе с воздухом составляет, например для птиц, от 46 до 88% объема тела. По Пренгловицу (1933), перья, пух и слой воздуха между ними составляют 88% объема тела совы (*Strix aluco*), 72% для утки (*Anas platyrhynchos*), 59% у голубя (*Columba livia*) и 46% у поганки (*Lophaetya cristata*).

Значение длины и густоты покровов ясно вытекает из опытов охлаждения различных птиц и млекопитающих. Этими опытами показано, что птицы и зверьки одинаковых размеров охлаждаются по разному, в зависимости от густоты пера или шерсти. Так, понижение температуры тела ниже нормальной начиналось при температуре воздуха:

Животные с густым и плотным покровом		Животные с редким покровом	
Крыса .	. — 25°	Морская свинка .	. —15°
Голубь	. — 85°	Курица	. —50°
Гусь .	. —100°	Индюк	. —40°

Увеличение длины и густоты волосяного или пухового покрова уменьшает теплоотдачу не только тем, что препятствует проведению тепла, но и путем уменьшения поверхности охлаждения (см. выше, табл. 11).

Большую роль в уменьшении теплопроводности покровов играет толстый слой жира, с осени образующийся у животных под кожей. Этот слой жира значительно увеличивает вес животных. Сезонные изменения густоты покровов и накопление резервных веществ приводят к тому, что животные в зимнем состоянии могут переносить более длительное пребывание без корма при низкой температуре, чем «летние» птицы. Так, воробьи (*Passer domesticus*), пойманные в зимние месяцы, в одинаковых условиях живут без корма значительно дольше птиц, добытых летом: при температуре 14,9° «зимние» воробьи выживают 21,4 часа, в то время как «летние» при 13,9° — 11,4 часа. При оптимальной температуре — +33,5° «зимние» птицы выживают 76,1 часа, в то время как «летние» только 47,9 часа. Точно так же резко отличается продолжительность выживания крапивников (см. табл. 6). Эти более мелкие птицы теряют значительно больше тепла, чем воробьи, и вследствие этого при низких температурах погибают без корма в 2—2,5 раза быстрее, чем «летние» воробьи. Даже одновозрастные птицы одного вида, но отличающиеся размерами тела, густотой оперения и запасами питательных веществ, живут без корма разное время. Разница в продолжительности выживания без корма крупных (упитанных) и мелких (худых) воробьев, по данным Кенди, составляла от 1 до 11 час. Эти особенности характерны также для арктиче-

ских форм. Большие размеры тела зверей и птиц, живущих в Арктике (иллюстрация так называемого правила Бергманна), густой и длинный волосяной или перовой покров и подкожный слой жира играют для них еще более существенную роль, чем для животных умеренных стран. Недавно Ольнянская и Слоним (1947) показали, что благодаря этим приспособлениям такие северные виды млекопитающих, как заяц-беляк и песец, в зимних условиях совсем не используют механизма химической терморегуляции (рис. 9).

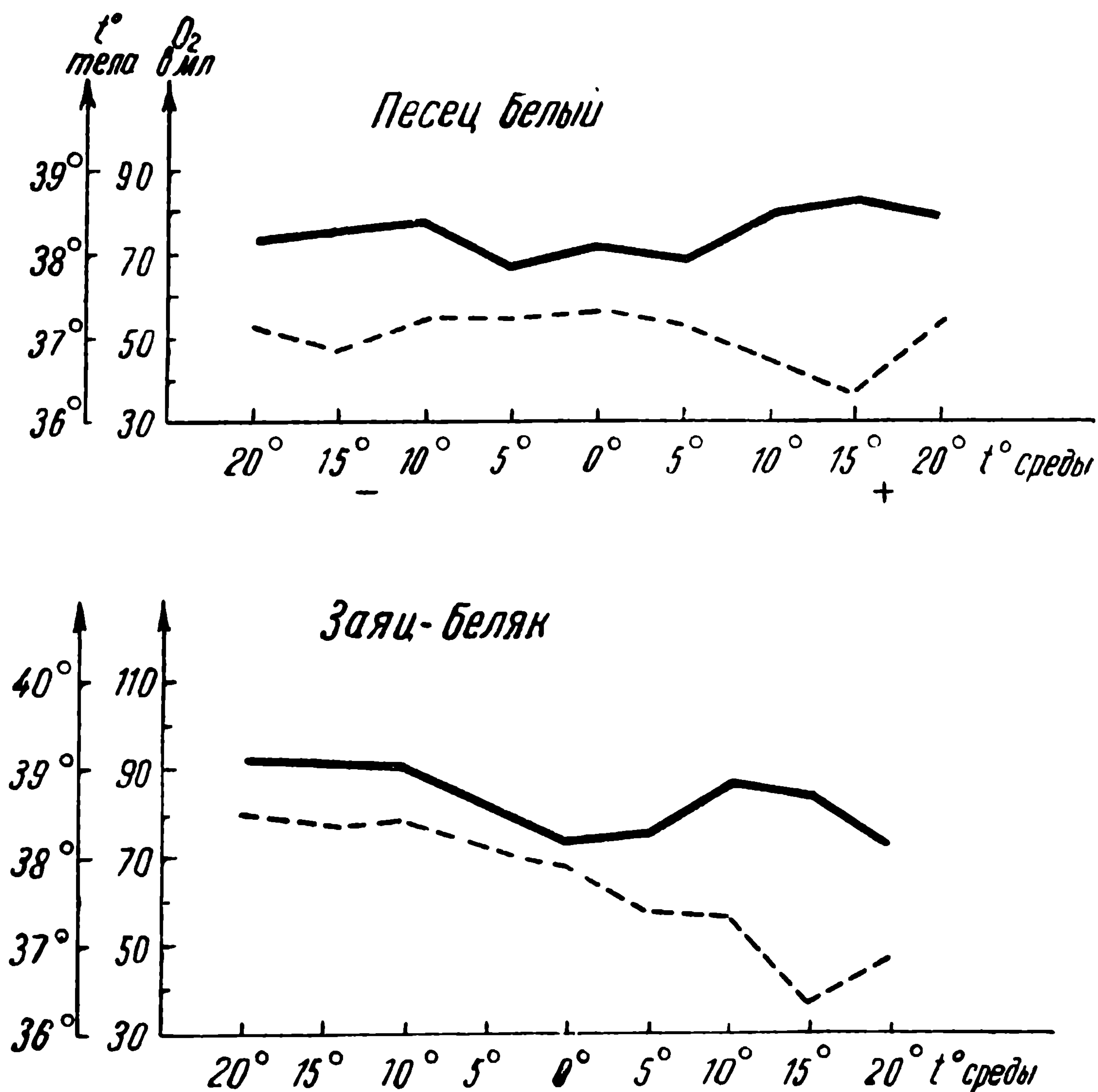


Рис. 9. Особенности химической терморегуляции у видов млекопитающих, стойких к охлаждению (заяц-беляк и песец, по Ольнянской и Слониму, 1947). Сплошная линия — температура тела, пунктирная — потребление O_2.

В противоположность этому многие виды птиц и млекопитающих, живущих в странах с жарким климатом, обычно имеют короткий и негустой покров меха или перьев и относительно мельче, чем близкие им виды, обитающие в северных зонах. Облегчают потерю тепла у животных южных стран относительно большие размеры их конечностей, что сильно увеличивает поверхность теплоотдачи. В экспериментальных условиях Семнер (1913) и позднее Сахаров (1933, 1949) показали, что длина хвоста, ушей и лап мышей и крыс, содержащихся при высокой температуре, увеличи-

вается по сравнению с зверьками, живущими при низкой температуре. Аллен (1877) обратил внимание на изменение размеров тела, конечностей и ушей у близких форм, живущих в разных широтах. Хорошим примером такой зависимости является изменение строения и размеров ушей у разных видов лисицы (рис. 10). У полярного вида — песца — уши небольших размеров и густо покрыты мехом. У обыкновенной лисы уши крупнее и опушены они меньше, чем у песца, у степных лисиц — караганки и корсака — размер ушей (относительно величины головы) еще больше, чем у обыкновенной лисы. Наконец, у африканской лисички-фенека — уши огромных размеров. У зайцев Северной Америки, живущих на разных широтах, в направлении с севера на юг наблюдается последовательное увеличение размеров ушей.

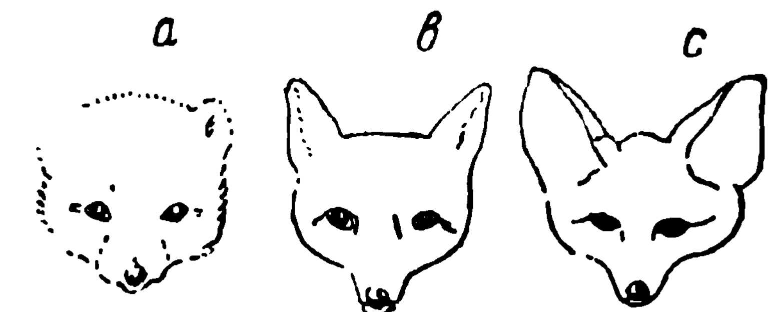


Рис. 10. Размеры ушей у разных видов лисиц (по Кашкарову, 1945): *а* — песец; *в* — лиса обыкновенная; *с* — фенек.

Слоны при высокой температуре воздуха, учащенно машут ушами, используя их как опахала. При более низкой температуре воздуха они держат эти «веера» неподвижными.

Наконец, приспособлением к сезонным изменениям температурных условий у гомотермных форм служат сезонные же изменения интенсивности обмена, позволяющие птицам и млекопитающим сохранять и зимой температуру тела на постоянном уровне. Впервые этот факт был установлен для копытных (волов) Бенедиктом и Ритцман (1926). Позднее было показано, что при содержании горлинок (*Zenaidura macrura*) в естественных условиях и периодическом определении у них при одной и той же температуре (+20°) количества выделенного тепла (на 1 *кг* веса за 24 часа) можно наблюдать резкие сезонные изменения теплопродукции (табл. 12).

Таблица 12

Изменения интенсивности теплообразования у горлинок в течение года (по Риддлю, Смиту и Бенедикту, 1931)

(в калориях на 1 *кг* веса тела за 24 часа)

Период / Пол	Месяцы			
	март—май	июнь—август	сентябрь—октябрь	декабрь—февраль
Самцы	97,2	104,5	112,5	101,1
Самки	106,8	107,6	115,0	109,2

В нашей лаборатории было установлено наличие сезонных изменений обмена веществ у различных видов мышевидных грызунов: домовой и желтогорлой мышей и мышевидного и серого хомячков (Калабухов, Ладыгина и Майзелис, 1951). Было показано,

что в то время как у мышевидного хомячка (*Calomyscus bailwardi Thos*), обитающего в Закавказье, Туркменистане и Иране, в зимний период наблюдается усиление интенсивности обмена веществ и теплообразования, у ряда более широко распространенных и обитающих севернее видов: серого хомячка (*Cricetulus migratorius Pall*) и желтогорлой мыши (*Apodemus flavicollis Melch.*), к зиме происходит понижение этих показателей. Домовая мышь (*Mus musculus*), южный по происхождению вид, распространенный на севере только в жилищах человека, занимает по характеру сезонных изменений в терморегуляции промежуточное место. В осенний период у нее, как и у мышевидного хомячка, интенсивность обмена веществ и теплообразования возрастает, но к концу зимы, в связи с улучшением физической терморегуляции, эти показатели снижаются подобно тому, как это происходит с осени у серого хомячка и желтогорлой мыши.

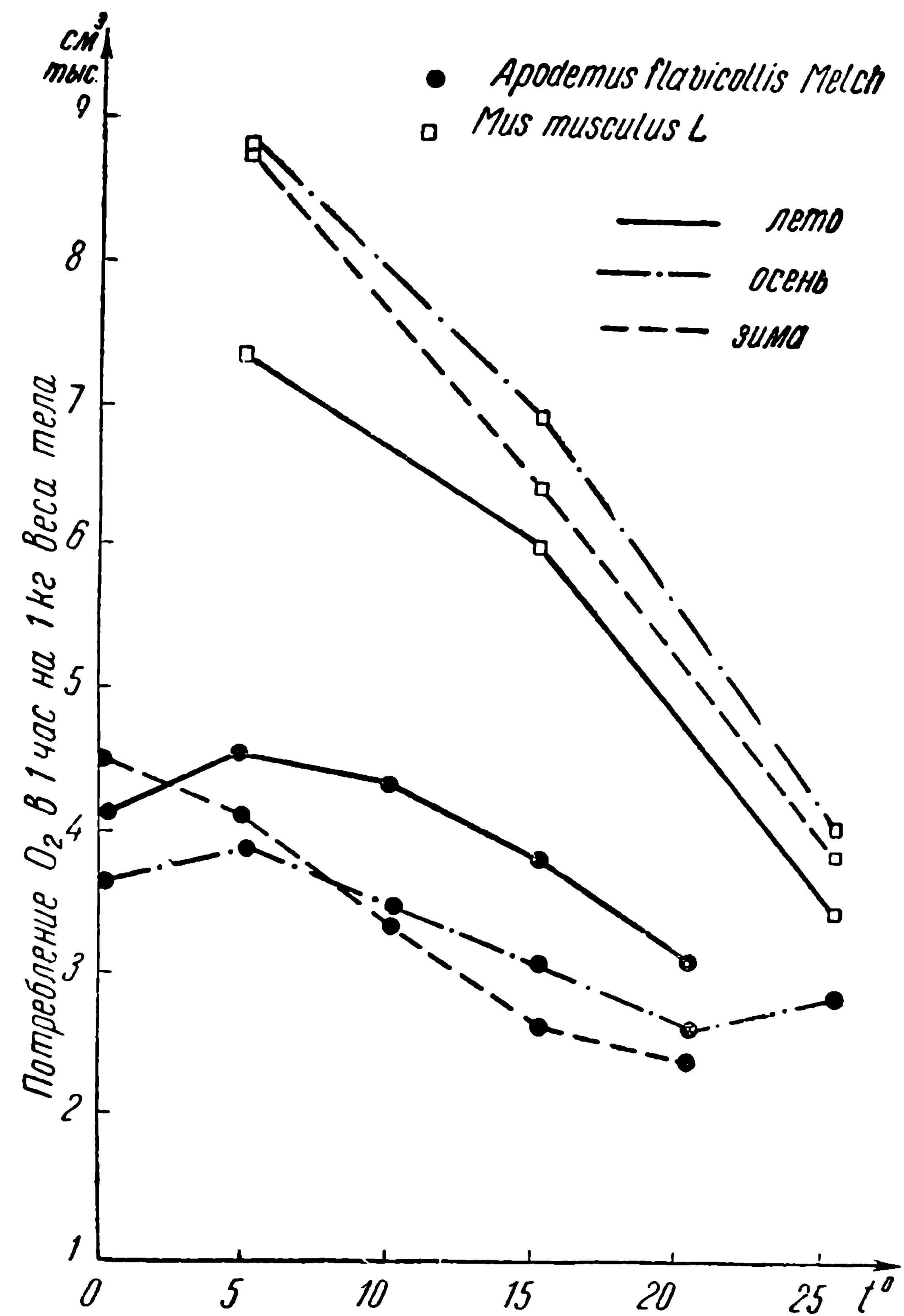
На рис. 11 мы приводим кривые интенсивности потребления кислорода для этих четырех видов грызунов при разной температуре в разное время года.

Зависимость основных физиологических функций от температуры в свою очередь определяет важную роль этого фактора для других биологических процессов, в частности эмбрионального и постэмбрионального развития, роста и размножения.

Влияние температуры на эмбриональное развитие тех форм позвоночных, для которых этот фактор может иметь значение, именно рыб, земноводных, пресмыкающихся, птиц и некоторых форм млекопитающих (яйцекладущие, летучие мыши), изучено крайне фрагментарно. Но и на основании этих данных следует заключить, что температура не только ограничивает возможность развития эмбрионов при резких отклонениях от оптимума, но и оказывает существенное влияние на характер и скорость развития при ее незначительных изменениях.

Обсуждая вопрос о значении крупных колебаний температуры, ограничивающих возможность развития эмбриона, для верхнего и нижнего температурных пределов необходимо различать два разных порога: первый, когда происходит остановка развития, еще не сопровождающаяся гибелью эмбрионов, и второй, когда при дальнейшем повышении или понижении температуры, наступает смерть зародыша.

Нижний температурный предел, при котором развитие останавливается, но организм продолжает жить, называется обычно «нулем развития», или «биологическим нулем». Яркий пример такого разрыва между биологическим нулем и пределом жизнеспособности зачатковых клеток установлен И. В. Смирновым для сперматозоидов кролика. Развиваясь в гонадах самцов при температуре +35 — +36° и оплодотворяя яйцеклетки в организме самок при еще более высокой температуре, спермии кролика тем не менее переносят в течение нескольких недель охлаждение до —78 — —183° в состоянии остекленения, и дают потом при искусственном



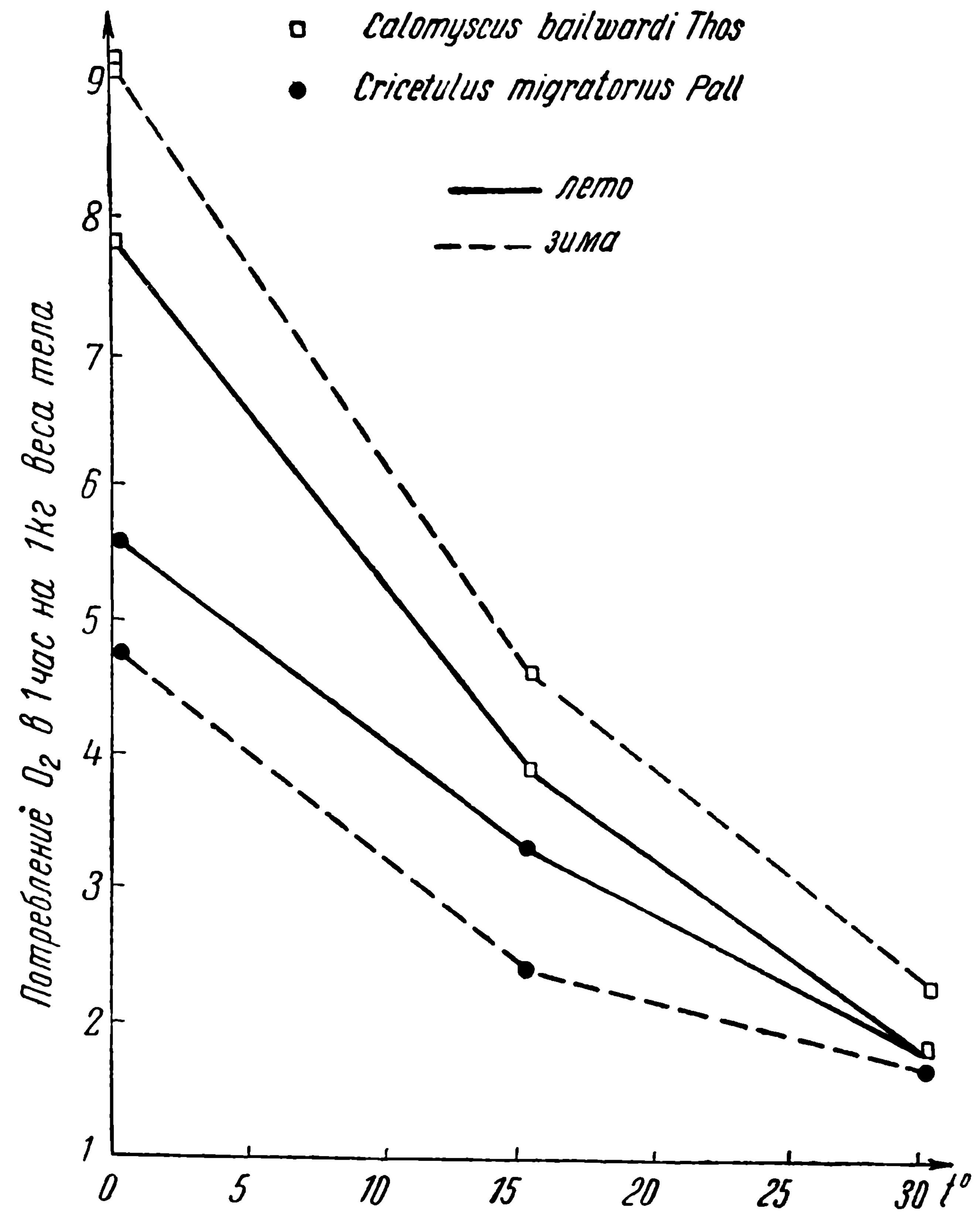


Рис. 11. Сезонные изменения химической терморегуляции у мышей и хомячков (по Калабухову, Ладыгиной и **Майзелис, 1950**).

осеменении вполне нормальных крольчат. Абсолютная величина биологического нуля различна у разных форм. Так, у колюшки (*Gasterosteus aculeatus*) нуль развития равен +6°, у камбалы (*Pleuronectes platessa*) +2,4°, у трески (*Gadus morrhua*) +3,6°, у лягушки (*Rana fusca*) 0°, у жабы (*Bufo lentiginosus*) +6°, у эмбриона курицы +20 — +21° (Нидгем, 1931; Белерадек, 1934; Кожанчиков, 1947). Крайне изменчив у разных форм и на разных стадиях развития нижний температурный предел жизнеспособности эмбрионов, например, неоплодотворенные яйца лягушки (*Rana palustris*) не погибают при 0°. Оплодотворенные яйца и эмбрионы на первых стадиях развития более чувствительны к действию низкой температуры; на стадии гаструлы стойкость зародыша к охлаждению снова увеличивается (Нидгем, 1931). Белерадек (1934) приводит данные Кестнера об изменении стойкости куриного эмбриона к охлаждению при +21°, выражающееся в резком уменьшении с возрастом длительности периода, переживаемого зародышем при этой температуре без вреда (от 380 час. на первых стадиях до 30 час. в последние дни). Абсолютный предел возможного понижения температуры для эмбриона курицы также резко различен на разных стадиях. Оплодотворенное яйцо курицы может развиваться нормально после охлаждения до +4 — +6° в течение нескольких часов, однодневный эмбрион переносит охлаждение лишь до +10°, а на более поздних стадиях гибель происходит после охлаждения до +18 — +20° (Болдуин и Кенди, 1932; Рюмин, 1940) *. Верхний температурный предел жизнеспособности эмбрионов рыб и земноводных невысок. Так, у радужной форели (*Salmo irideus*), относящейся, как и большинство лососевых к холодолюбивым формам, верхний температурный предел лежит около +12°, у теплолюбивых рыб — около +28 — +30°, у жабы (*Bufo lentiginosus*) нормальное развитие эмбриона возможно лишь при температуре не выше +38° (Нидгем, 1931). Стойкость эмбрионов земноводных к высокой температуре по мере развития возрастает (Данные для *Bufo lentiginosus*, *Bufo viridis* и *Rana esculenta* — Нидгем, 1931). Советские исследователи: Трифонова (1948), Привольнев (1939) и Никифоров (1937), изучая влияние высокой температуры на эмбриональное развитие разных видов рыб, показали наличие у них резких сдвигов в чувствительности к воздействию этого фактора, связанных с прохождением определенных стадий. Колебание верхнего температурного предела у пресмыкающихся и птиц сравнительно не велико — от +40 до +43° (Сергеев, 1940; Рюмин, 1940).

Таким образом, пределы колебаний температуры, не вызывающие гибели эмбрионов указанных видов, довольно значительны. Эта относительная стойкость зародышей к изменениям температуры характерна не только для низших позвоночных, яйца которых

* Эмбрионы крапивника Troglodytes aedon на ранних стадиях переносят охлаждение до 11,1° в течение нескольких часов.

развиваются в воде, на воздухе или на земле, но и для птиц, которые во время насиживания периодически покидают гнездо, в связи с чем температура яиц на некоторое время понижается до +29 — +34° (Болдуин и Кенди, 1932; Рольник, 1939). Ряд исследователей даже предполагает, что это периодическое охлаждение оказывается необходимым и способствует более высокому выходу птенцов, обычно наблюдающемуся при естественном насиживании, по сравнению с искусственной инкубацией.

Значительно меньшая амплитуда температурных колебаний, чем та, которая была указана выше, также оказывает существенное влияние на ход эмбрионального развития. Небольшие колебания температуры влияют на скорость и характер развития зародыша. Эта зависимость выражается прежде всего в наличии температурного оптимума, при котором развитие проходит с максимальной скоростью. Абсолютная величина оптимума у различных форм различна (Нидгем, 1931)

Форель (*Salmo irideus*) + 6°

Бычок (*Lophius americanus*) +10°

Лягушка (*Rana fusca*) +20°— + 24°

Жаба (*Bufo lentiginosus*) + 28°—+32°

Курица в возрасте 1 недели +37,6°

2 +38,3°

3 +39,1°

Для эмбрионов пойкилотермных позвоночных установлена прямая зависимость между температурой среды и скоростью развития (в пределах между «нулем развития» и зоной оптимума), но при более высоких температурах скорость развития снова понижается вследствие неблагоприятного влияния перегревания. Так, скорость развития икринок травяной лягушки (*Rana temporaria*) (Нидгем, 1931) зависит от температуры следующим образом *.

Температура	20°	22°	24°	26°	28°	30°	34°	36°	38°	40°	42°
Скорость развития	0,01	0,02	0,03	0,04	0,12	0,35	0,65	0,72	1,0	1,25	0,0

Температура также резко влияет на скорость развития эмбрионов птиц (см. данные Броди и Гендерсон, изучавших развитие куриного эмбриона при температуре 40,5°, 37,3°, 34,4° — Нидгем, 1931, Рюмин, 1939).

Следует подчеркнуть, что отклонение температуры от оптимума как в сторону повышения, так и понижения, обычно связано не только с изменением скорости развития, но, видимо, и с наруше-

* За условную единицу взята скорость развития при 38°.

нием диференцирования, ведущим к увеличению числа уродливых или погибающих эмбрионов (Нидгем, 1931; Баранчеев, 1939).

Наконец, несомненно, что температура среды может влиять на эмбриональное развитие яйцекладущих млекопитающих — утконосы и ехидны, и видов, впадающих в спячку. Эйзентраут (1937) установил, что у летучих мышей, впадающих в весенне-летние месяцы в ежедневное оцепенение, во время сна длительность беременности может изменяться от 22—25 до 67—70 дней в зависимости от температуры воздуха.

Влияние температуры на позвоночных в период постэмбрионального развития также весьма значительно. При этом температура оказывает влияние не только на скорость развития и роста, но также и на характер диференцировки. Примером такого влияния являются данные Семнера (1913), Пржибрам (1923), Сахарова (1933, 1949) и др. об изменении размеров и пропорций тела и мехового покрова у мышей и крыс, содержавшихся при высокой и низкой температуре (см. ниже стр. 40). Волосяной покров крыс и мышей при температуре +25° — +30° редеет, а при температуре +35° — +40° совсем исчезает (Сахаров, 1933, 1949). В настоящее время опытами Штеймана (1948), Сильяндера (1948) и других советских зоотехников доказана полная возможность управления ростом и развитием молодняка крупного и мелкого рогатого скота путем создания определенных температурных условий. При этом показано, что именно понижение температуры способствует лучшему росту и развитию телят и козлят.

Скорость роста различных форм позвоночных зависит от условий температуры в неодинаковой степени.

Интенсивность роста земноводных и пресмыкающихся, не обладающих способностью поддерживать температуру тела на постоянном уровне, находится, видимо, в прямой зависимости от внешней температуры. Яркой иллюстрацией этой связи служит образование «годовых колец» на щитках черепах, связанное с сезонными изменениями интенсивности роста. При этом узкая часть кольца соответствует зимнему периоду, а более широкая — летнему (Сергеев, 1937). Так же образуются «годовые кольца» на чешуе рыб.

Совершенно очевидно, что, затрачивая при низкой температуре большое количество энергии на поддержание постоянной температуры тела, гомотермные животные также должны расти медленнее, чем при оптимальной температуре (при равных условиях питания). Опыты, проведенные автором, показали, что молодые белые мыши при температуре +10° растут значительно медленнее, чем при температуре +20° — +25° Мышата, содержащиеся при последней, близкой к оптимальной, температуре, растут быстро и вначале обгоняют зверьков, содержимых при температуре +10° Однако быстрый рост вызывает их быстрое созревание, хорошо заметное по развитию семенников у самцов, благодаря чему, уже через 60—80 дней после рождения, мыши, содержащиеся при темпера-

туре +20 — +25°, перестают расти. В противоположность этому, мышата, содержащиеся при температуре +10°, продолжают расти в дальнейшем и через некоторое время не только догоняют в росте — «теплых», но и достигают более крупных размеров. При этом половое созревание происходит у «холодных» мышат с большим запозданием (Калабухов, 1938 б). Эти факты поясняют целый ряд данных, полученных ранее, рядом авторов. Пржибрам (1923) и Сахаров (1933, 1949) также установили, что при низкой температуре крысы и мыши достигают более крупных размеров. Это явление до сих пор не имело рационального объяснения, так как предполагалось, что больший размер должен быть результатом ускоренного роста. На самом деле оказалось обратное. Рост при низкой температуре замедлен, он длится более продолжительное время. Это явление связано с воздействием температуры на процессы диференцировки — именно — с более поздним наступлением половой зрелости, тормозящей рост.

Кучерук и Рюмин (1936), Наумов (1948) установили, что это явление наблюдается в естественной обстановке у полевок (*Microtus arvalis*) и степных пеструшек (*Lagurus lagurus*). Грызуны, родившиеся к концу лета и не достигшие еще половой зрелости, перестают расти с наступлением холодов. Но с наступлением весны у полевок снова начинается процесс роста, и летом они достигают крупных размеров. Совершенно очевидно, что для домашних животных влияние температуры на темп роста и диференцировки можно использовать в желательном для практики направлении. Сочетая охлаждение с кормлением полноценной пищей, можно ликвидировать отставание молодняка в росте за счет общего повышения интенсивности обмена веществ (Штейман, 1948). Помимо увеличения размеров, такая «закалка» на холоду предохраняет молодняк от заболевания инфекционными болезнями (Штейман, 1948).

Переходим к значению температуры воздуха для размножения некоторых видов позвоночных. Известно, что в зимние месяцы даже остающиеся активными гомотермные животные, как правило, перестают размножаться. Такой перерыв обычно обусловливается совокупным влиянием многих условий существования. Одним из них может явиться понижение температуры воздуха, что и было показано содержанием пашенных полевок (*Microtus agrestis*) в одинаковых условиях кормления и освещения, но при разной температуре воздуха. Зверьки, жившие при температуре около +10°, размножались почти в четыре раза более интенсивно, по сравнению с полевками, содержавшимися при температуре +2 — +6°.

Именно такая зависимость между температурой среды и состоянием половых желез была установлена для полевок (*Microtus arvalis* и *M. socialis* — Стрельников, 1940).

Обследование обыкновенных полевок, обитавших в защищенных от холода норах под копнами и скирдами и на открытых местах (в полях), произведенное в декабре месяце показало, что в послед-

нем случае все самцы не имели подвижных сперматозоидов, а среди самок не было ни одной беременной или в состоянии течки, в то время как под скирдами у 80% самцов сперматозоиды были подвижны, а 42% самок оказались беременными и 23,7% в состоянии течки. Температура тела зверьков в норах на открытом поле колебалась от 26,8 до 30,3° (средняя 28,6°), а у обитавших под скидрами от 26,4 до 35,6° (среднее 32,6°) *.

Ряд исследований показал, что и у птиц сезонность цикла размножения может быть связана с понижением температуры среды (Кабак и Тереза, 1939).

Высокая температура также играет значительную роль в размножении животных. Уже давно было отмечено, что повышение температуры воздуха в летний период или в эксперименте вызывает депрессию функций половой системы, у ряда видов. Так, белые мыши наиболее плодовиты при +18°, а при +31° — +33° их размножение подавляется вследствие нарушения сперматогенеза у самцов. Не менее ярко такое влияние высокой температуры выражено у грызунов, впадающих в спячку, у домашних копытных и птиц (Калабухов, 1936; Бухман и Андреевский, 1940; Васильев, 1947). У этих животных интенсивный сперматогенез наблюдается лишь ранней весной, а в июне—июле он полностью прекращается. Связана ли депрессия сперматогенеза у млекопитающих с прямым действием высокой внешней температуры на половые железы самцов, доступные тепловому влиянию вследствие своего расположения в мошонке (вне брюшной полости), или с общим изменением теплового обмена и терморегуляции, — до сих пор еще недостаточно выяснено, и экспериментальная работа в данном направлении представляет, несомненно, большой интерес. У птиц, по данным Васильева (1947), поддержание оптимальной для сперматогенеза температуры в полости тела достигается рядом приспособительных реакций (пение, токование и т. д.), результатом которых является охлаждение организма. Характерно, что «рев» оленей в Крымском заповеднике, по данным П. А. Янушко, происходит не в одни и те же календарные сроки, а лишь при наступлении холодных ночей.

Заканчивая данный раздел, необходимо указать, что приведенное выше краткое освещение основных сторон значения температуры для наземных позвоночных, без сомнения, не исчерпало проблемы в целом. Литература, приведенная в списке, поможет читателю восполнить этот недостаток.

Очень важно подчеркнуть видовую специфичность отношений отдельных животных к температурным условиям существования, предостеречь от попыток широкой экстраполяции, имеющихся по отдельным формам данных на другие виды, хотя бы и близкие. Мы привели много данных, говорящих о том, что даже близкие формы, относящиеся к одному роду, а иногда и одному виду, раз-

* Помимо прямого влияния температуры мест обитания здесь несомненно имело значение питание зверьков в скирдах и местах с высоко калорийным, ценным зерновым кормом.

лично реагируют на одинаковое воздействие температуры. Примером могут быть данные о различии предпочитаемой температуры у некоторых видов мышей (см. табл. 9 и рис. 7), различие характера терморегуляции близких видов млекопитающих (Слоним, 1937, 1938; Слоним и Щербакова, 1937; Калабухов, 1940), сезонные изменения обмена веществ у разных мышевидных грызунов (Калабухов, Ладыгина и Майзелис, 1951) или, наконец, данные об изменчивости физиологических признаков у форм, относящихся к одному и тому же виду (Гертср, 1936; Калабухов, 1939, 1940) (рис. 12).

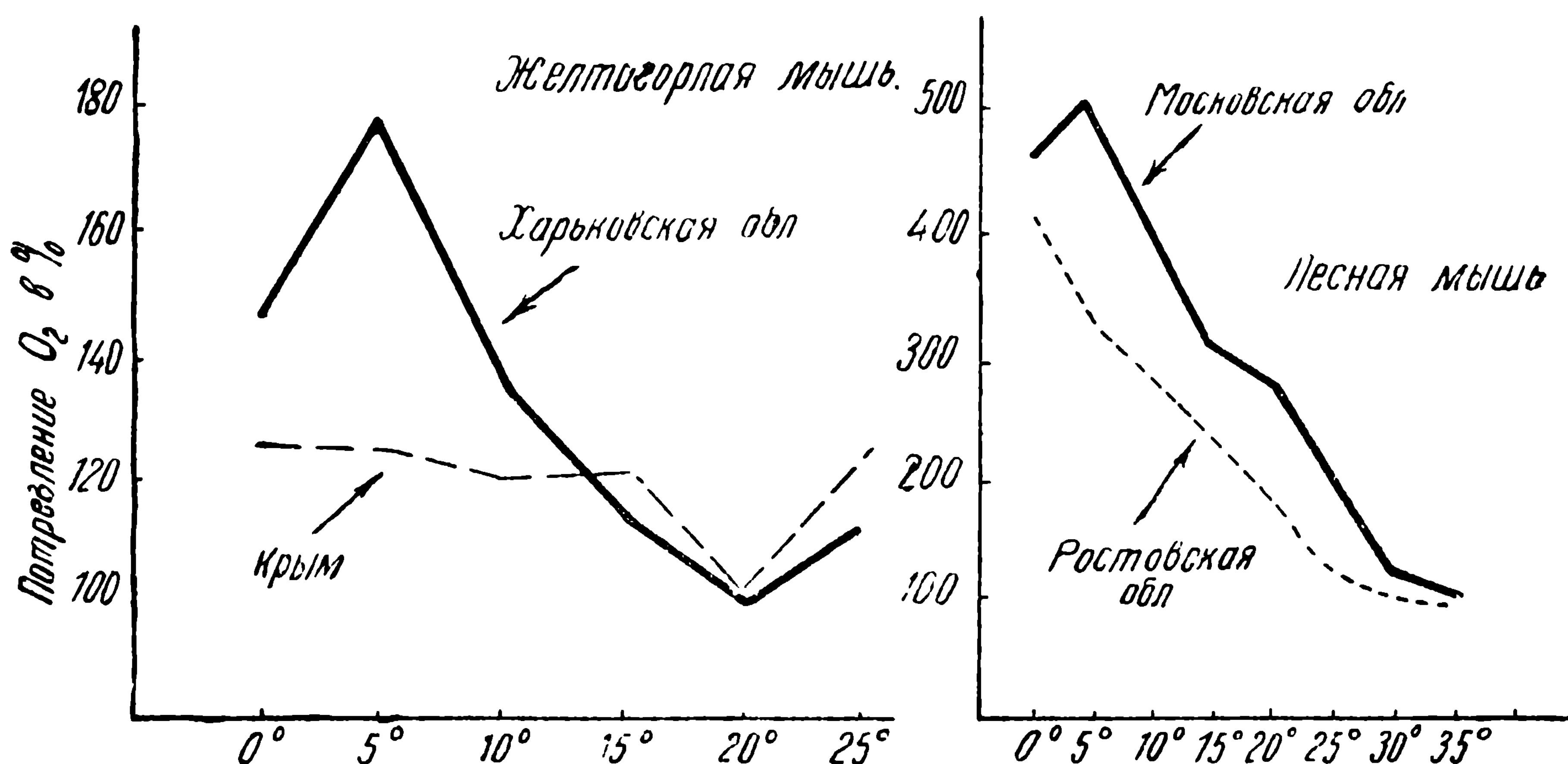


Рис. 12. Особенности терморегуляции у северных и южных форм лесных и желтогорлых мышей (по Дмитренко, 1948 и Калабухову, 1940).

Лишь пристальное изучение специфики и многообразия реакций различных видов животных на воздействие температуры может дать относительно полную картину взаимоотношений позвоночных и температурных условий их существования.

2. Методика изучения влияния температуры на наземных позвоночных

Можно указать на три основных раздела методики изучения взаимоотношений температуры среди животных. Первый — это многочисленные и разнообразные приемы измерения температуры среды и температуры тела самих животных, второй — искусственное создание тех или иных температурных условий для животных и, наконец, третий — изучение изменений, происходящих в организме под влиянием температуры.

Измерение температуры среды производится как в естественных местах обитания животных, так и при содержании их в неволе. В зависимости от характера наблюдений, их распределения во времени и расположения точек в пространстве, где необходимо измерять температуру, применяются различные способы измерения.

Наиболее широко распространенным типом измерительных приборов являются термометры, наполненные ртутью или подкрашенными жидкостями (спирт, толуол и др.), имеющими большой коэффициент расширения и незатвердевающими при температуре замерзания ртути (—38,8°). Для различных целей следует употреблять термометры разной формы и величины. Наиболее точными являются термометры от психрометров Августа или Ассмана (большая и малая модель), имеющие деления с точностью до 0,2° и снабженные паспортами, содержащими результаты проверки этих термометров. При возможности проверки можно пользоваться для измерения температуры среды любыми термометрами: химическими, техническими, водяными и комнатными. Последние, вследствие своей дешевизны и небольших размеров * особенно удобно применять при необходимости одновременных наблюдений в большом числе точек. Недостатком комнатных термометров служат размеры их шкалы, градуированной лишь до —10° —15° Поэтому они непригодны для измерения низких температур.

Для измерения температуры в дуплах, гнездах и термостатах следует применять технические угловые термометры, конец которых изогнут под прямым углом и вытянут на 20—50 *см* так, что его можно вводить в пункт, где необходимо измерить температуры. С этой же целью можно применять почвенные термометры. Наконец, для измерения температуры в норах и дуплах можно применять маленькие термометры (термометр-пращ, термометр от психрометров Августа и Ассмана — малая модель), вставленные в закрытую пробкой пробирку из прочного стекла. Они опускаются на проволоке, веревке или на палке в убежище животного, где необходимо произвести измерение температуры. После того, как термометр в пробирке находился в этой точке в течение 8—10 минут, пробирку быстро вынимают и отмечают температуру, пока воздух в пробирке не успел нагреться или охладиться. (Калабухов, 1929, Кузякин, 1936). Для оценки суточного или сезонного температурного режима дупла, норы или иного убежища необходимы периодические наблюдения, что иногда бывает затруднительным. В таком случае для оценки амплитуды колебаний можно использовать максимум- и минимум-термометры. У первого капилляр, по которому движется столбик ртути, сужен в нижней его части. Вследствие большой величины поверхностного натяжения ртути, поднявшейся при повышении температуры, ее столбик при охлаждении разрывается в месте сужения капилляра и остается на уровне, соответствующем максимальной температуре. После отсчета максимальный термометр, как и обыкновенный медицинский, необходимо встряхивать. Минимальные термометры наполняются толуолом, бесцветной жидкостью, незамерзающей при температуре затвердения ртути. В трубочке, по которой движется толуол, имеет-

* Размер термометров этого типа можно еще уменьшить, срезав бока дощечки до делений шкалы (рис. 13).

ся стеклянная окрашенная палочка (штифтик). В рабочем состоянии термометр всегда должен лежать горизонтально. При понижении температуры мениск толуола будет оттягивать с собой палочку к шарику (см. рис. 13). При повышении температуры столбик толуола, обтекая штифтик и оставляя его на прежнем месте, будет двигаться к верхней части шкалы. Поэтому по верхнему концу

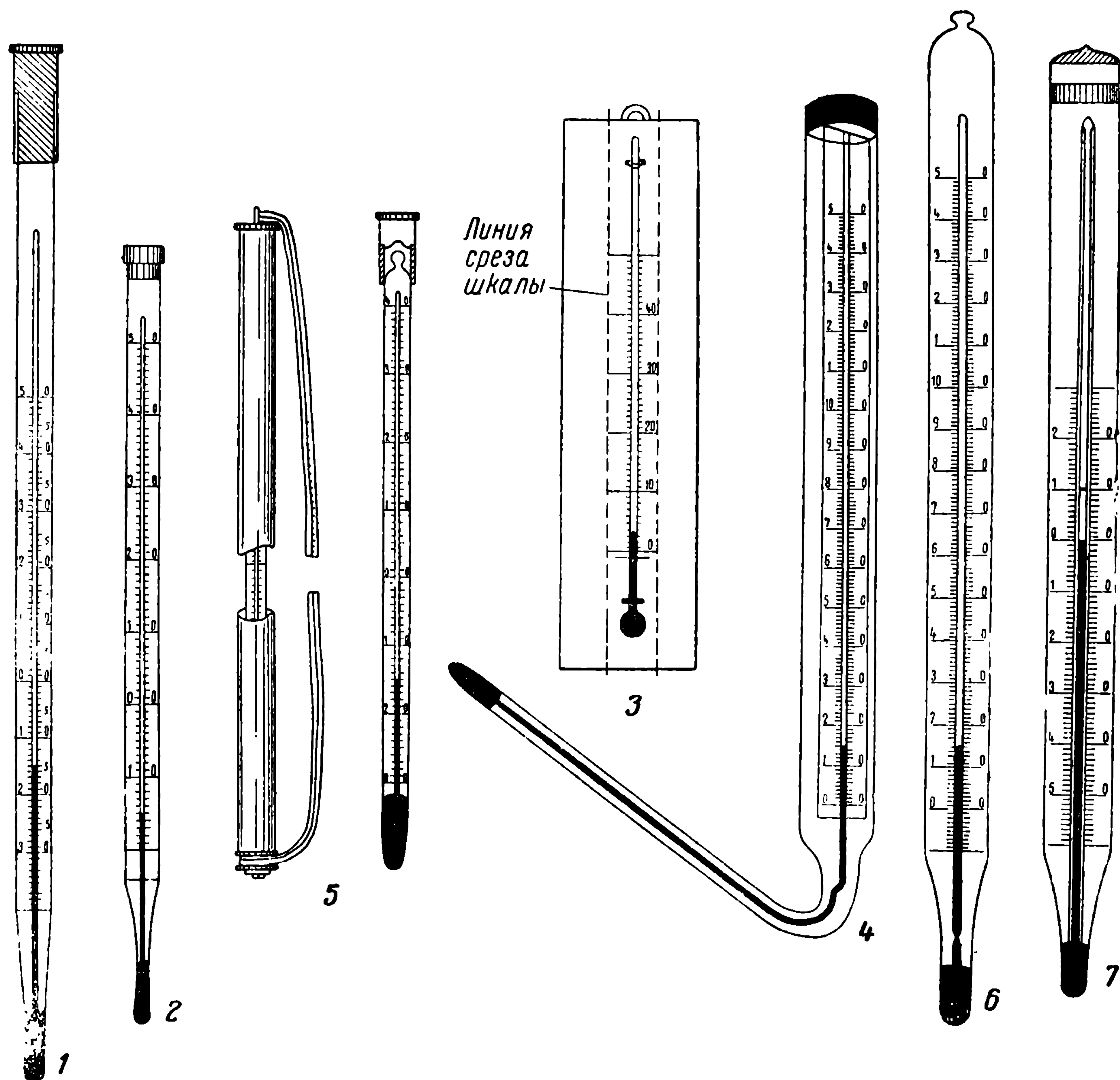
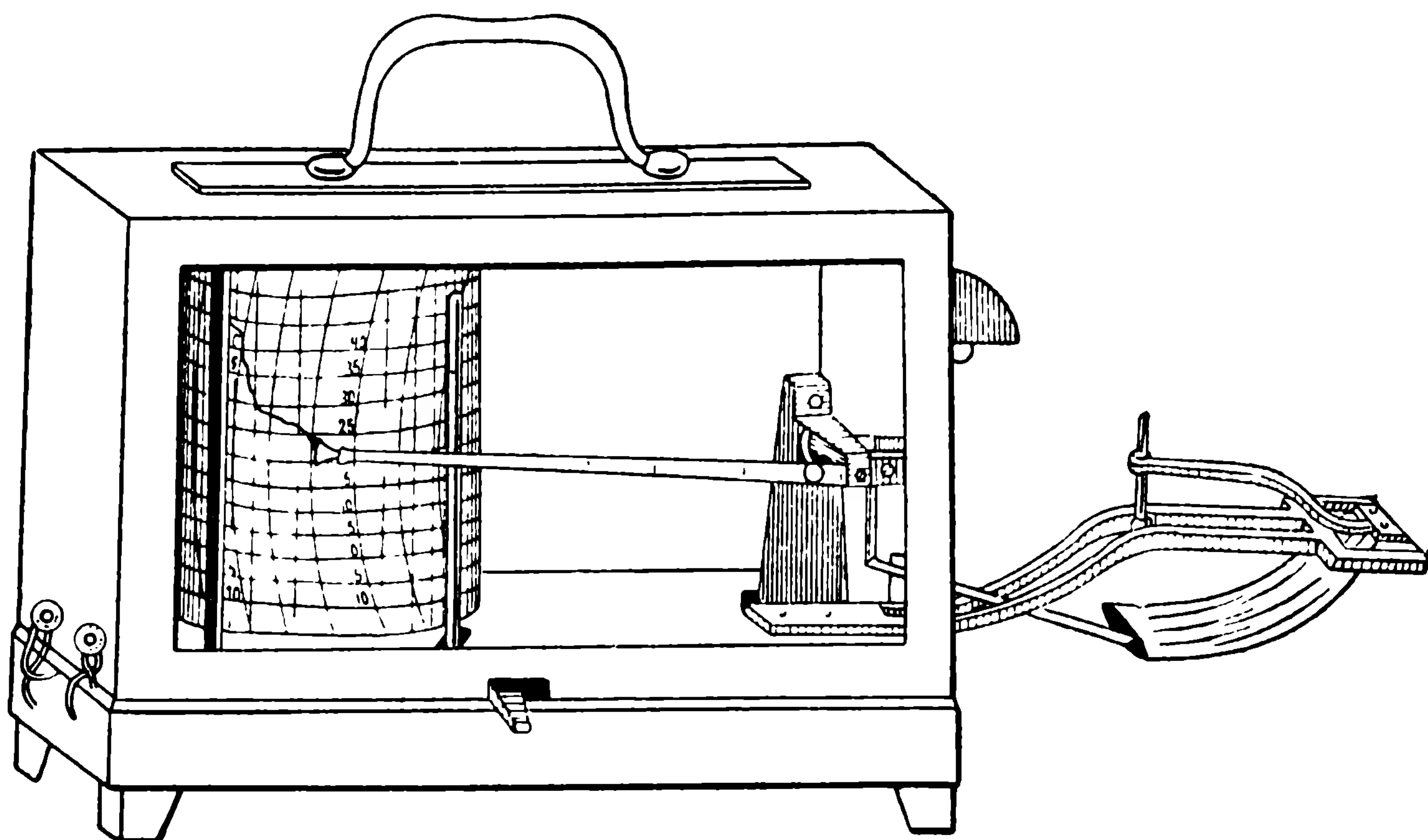


Рис. 13. Термометры разного типа: *1*. Термометр психрометра Ассмана, большая модель *2*. Термометр психрометра Ассмана, малая модель. *3*. Комнатный термометр с уменьшенной шкалой. *4*. Технический угловой термометр. *5*. Пращ-термометр, в футляре и открытый. *6*. Максимальный термометр. *7*. Минимальный термометр

стеклянной палочки можно судить о минимальной температуре в промежутке между наблюдениями. Пользуясь одновременно минимальным и максимальным термометрами, можно, таким образом, регистрировать амплитуду колебаний температуры за любой период времени.

Наконец, наиболее совершенным приемом регистрации температуры среды является применение самозаписывающих приборов —

термографов. Конструкция термографов, как и жидкостных термометров, основана на одном и том же свойстве тел: расширяться при нагревании и сужаться при охлаждении. Основой термографа является металлический термометр, состоящий из двух пластинок разных металлов, обладающих разными коэфициентами расширения (рис. 14). Вследствие этого, при изменении температуры, соединен-



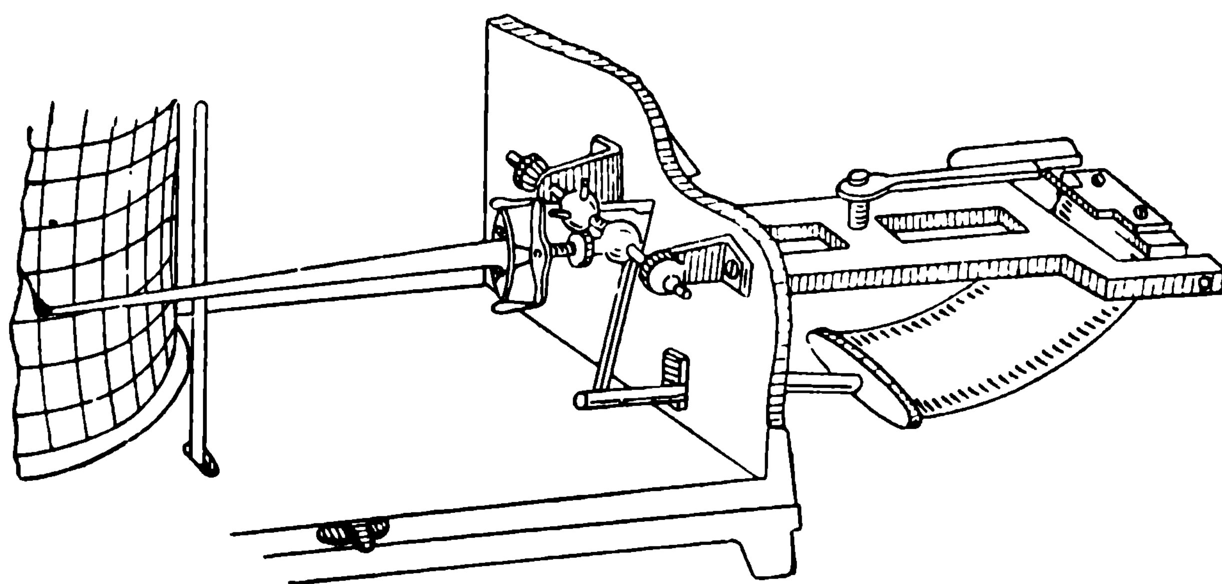


Рис. 14. Термограф (по Мальченко, 1947 и Гайворонскому и Аверкиеву, 1949).

ные пластинки изгибаются в том или ином направлении, а присоединенная к их свободному концу передача вызывает движения легкого рычажка. Этот рычажок записывает показания металлического термометра на ленте, одетой на барабан с часовым механизмом. Обращение барабана происходит в термографах в течение 24 часов или в течение 7 суток («суточные» и «недельные» приборы). Запись производится глицериновыми чернилами, не высыхающими при высокой температуре и не замерзающими при низкой. На лентах

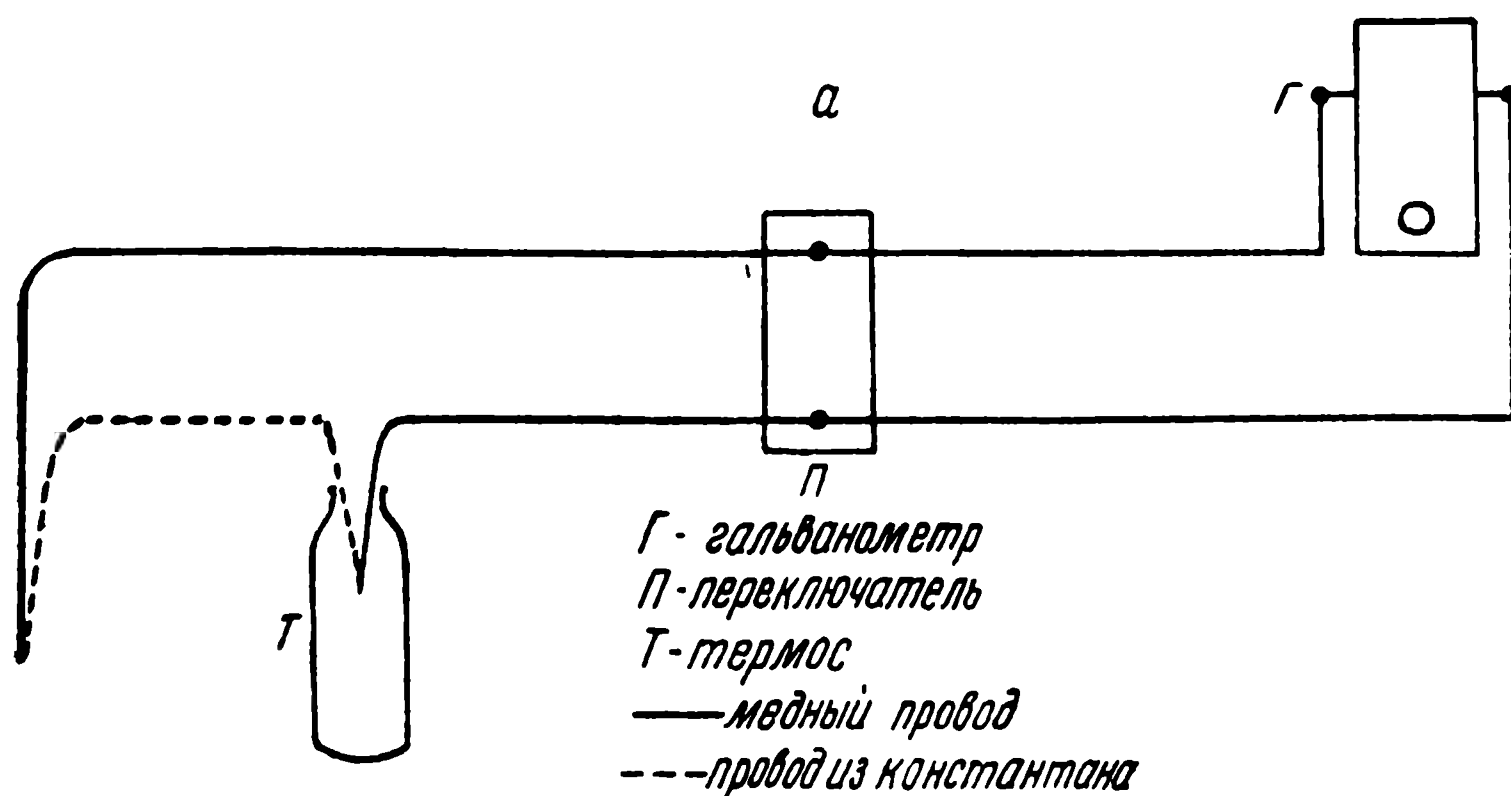
нанесены линии — деления по времени и по температуре. Термограф перед употреблением необходимо выверить по точному термометру, а при каждой записи производить контрольные определения температуры с помощью выверенного термометра, отмечая результаты наблюдений на ленте. Точная расшифровка записей метеорологических самописцев возможна лишь при наличии параллельных срочных наблюдений по обычным термометрам (см. далее).

Все эти способы измерения температуры среды отличаются рядом существенных недостатков. Прежде всего, размеры и конструкция приборов далеко не всегда позволяют измерять температуру в убежищах, где животные проводят значительную часть времени (например, в глубоких норах), и, в то же время, требуют присутствия наблюдателя в точке, где производится измерение. Последнее в ряде случаев (например, при измерении температуры в гнездах птиц) может повлечь за собой испуг животных и другие нежелательные последствия. Способом измерения температуры, позволяющим обойти эти затруднения, служит *применение термоэлементов* *. Явление термоэлектричества, т. е. возникновение разности потенциалов между спаями двух разных металлов при разности их температуры, давно известно физикам, с конца 19-го века широко используется биологами для измерения температуры среды и температуры тела животных (Бахметьев, 1901; Болдуин и Кенди, 1932; Шелфорд, 1929; Стрельников, 1931, 1934, 1940; Калабухов, 1933, 1935; Слинько, 1936; Кожанчиков, 1937; Рольник, 1939). Не останавливаясь на деталях конструкции термоэлементов, применявшихся разными авторами, приводим описание наиболее удобных для наших целей. В качестве термоэлементов целесообразнее всего применять спаи константана или никелина с медью, так как проволоки из этих двух металлов (сплавы железа и никеля), служащие для нагревательных приборов и реостатов, изготовляются различных сечений и в большом количестве поступают в продажу. Медный провод, обладающий небольшим сопротивлением, служит для соединения термометра с гальванометром (рис. 15). Для термоэлементов (или термопар, как их называют) берутся проволоки сечением от 1 до 0,05 *мм* — в зависимости от целей исследования. Удобнее пользоваться проводами, изолированными шелковой ниткой или эмалированными. Очищенные от изолирующего слоя концы проволочек спаиваются обычными сплавами (тиноль, олово), или сплавляются непосредственно на пламени газовой горелки, паяльной лампы или дуги Петрова. Полученные спаи зачищаются наждачной бумагой и покрываются несколько раз спиртовым раствором шеллака или любого другого лака (например, употребляемого для маникюра), до тех пор, пока они не будут хорошо изолированы тонким слоем этого вещества. Лаком же покрываются прилегающие к спаям обнаженные участки проводов. Затем эти участки изолируют еще шел-

* Мы не останавливаемся на измерении температуры посредством болометра, вследствие необходимости пользоваться электродвижущей силой и добавочными сопротивлениями (Ралль, 1932).

ковой нитью и снова лаком, и в заключение термопары (за исключением рабочих спаев) вводят в тонкую резиновую трубку.

Измерение силы тока, возникающего в термоэлементах, следует производить посредством стрелочных или зеркальных гальванометров. Стрелочный гальванометр (милиамперметр) удобен для измерений вследствие его портативности. Поэтому он широко приме-



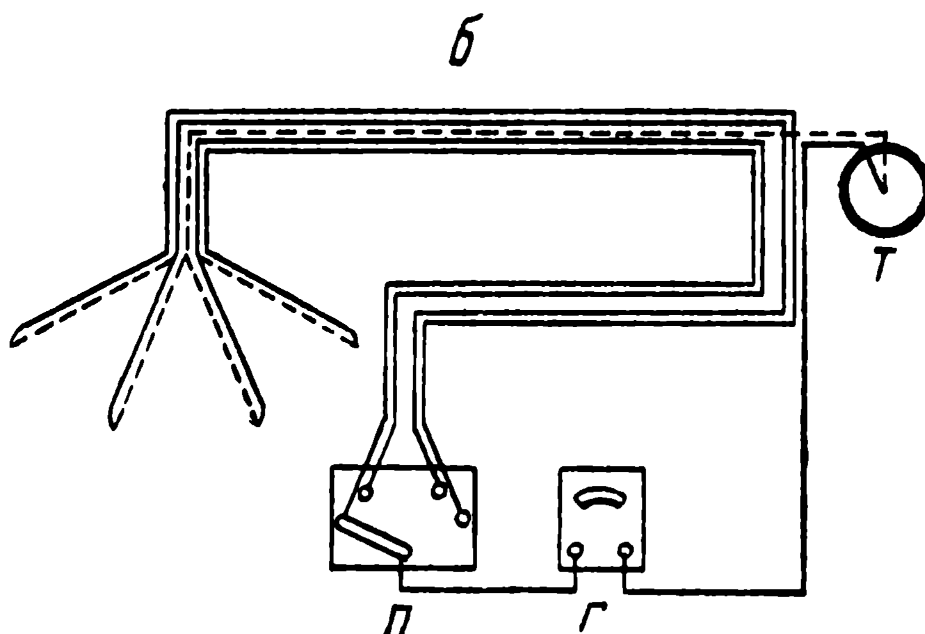


Рис. 15. Схема соединения термопар: *а* — одиночной, *б* — групповой.

няется для экоклиматических наблюдений или измерения температуры тела животных. Но в то же время меньшая чувствительность стрелочных гальванометров, по сравнению с зеркальными, часто заставляет в лабораторных условиях использовать последние. Стрелочный гальванометр необходимо приобретать по возможности более чувствительный (1° от 1,0 до 2,0 А).

Необходимо тщательно следить за тем, чтобы при отсчетах он стоял горизонтально, и не забывать опускать его стрелку перед измерением, и снова закреплять её посредством специального арретира, помещающегося с левой стороны гальванометра. ***Переносить и перевозить неарретированный гальванометр нельзя.*** В случае, если освобожденная стрелка гальванометра не останавливается на нуле-

вом делении, а несколько отклоняется в ту или иную сторону, необходимо передвинуть ее в нулевое положение посредством корректора, находящегося с правой стороны гальванометра (см. рис. 16). Удобнее всего смонтировать стрелочный гальванометр, переключатель и термос, необходимый для измерений (см. далее), в портативном ящике или небольшом чемодане (см. рис. 16).

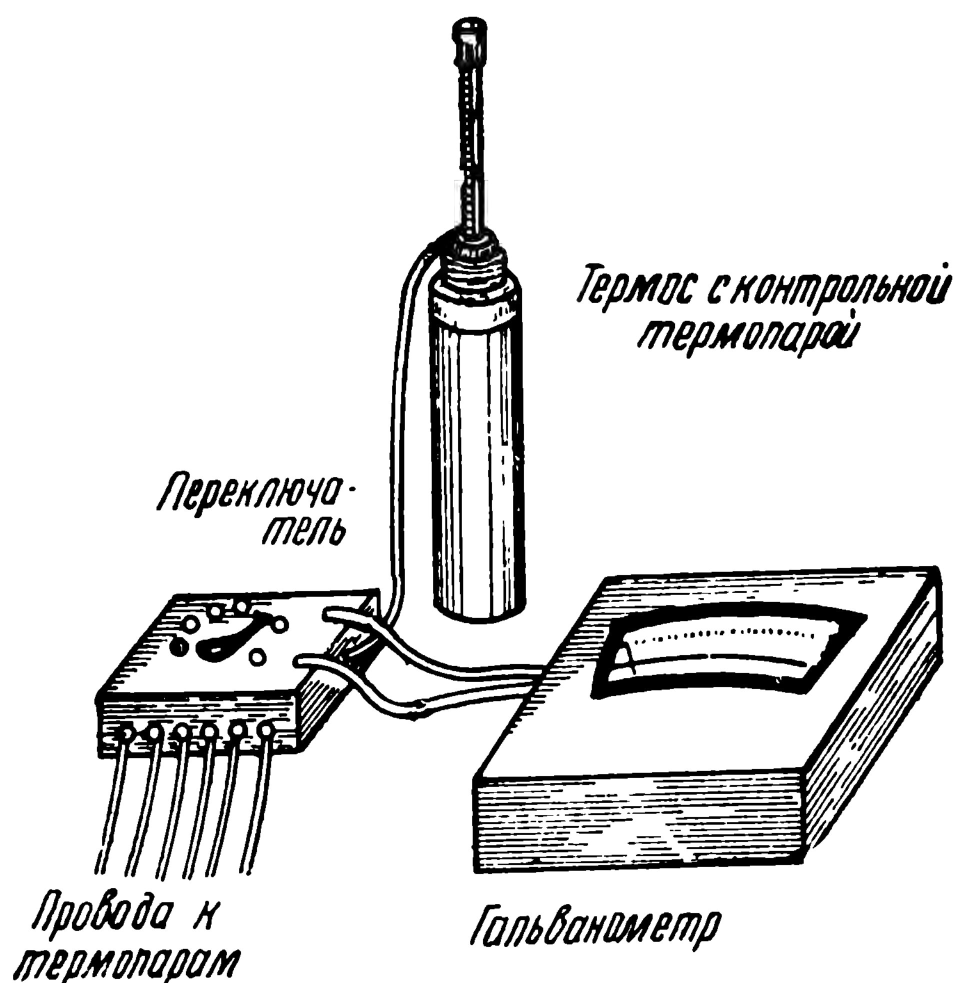
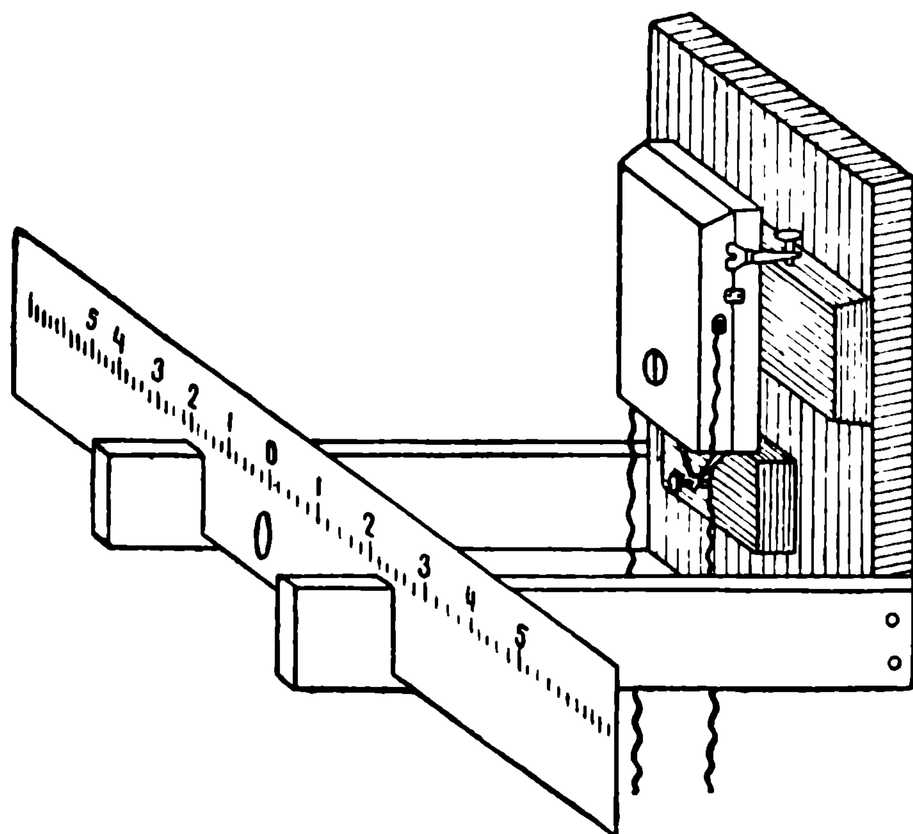


Рис. 16. Установка для измерения температуры посредством термоэлемента со стрелочным гальванометром (по Рольник, 1939).

Зеркальные гальванометры коробочного типа (рис. 17) устанавливаются на специальных металлических подставках. Эти подставки укреплены на доске, размером 50 × 30 см, привинченной к капитальной стене, так как вследствие большой лабильности прибора следует избегать сотрясений. На подставке укрепляются также шкалы из прозрачной бумаги с делениями на миллиметры, осветитель — маленькая лампочка (2 v) и батарея карманного фонаря (рис. 17).



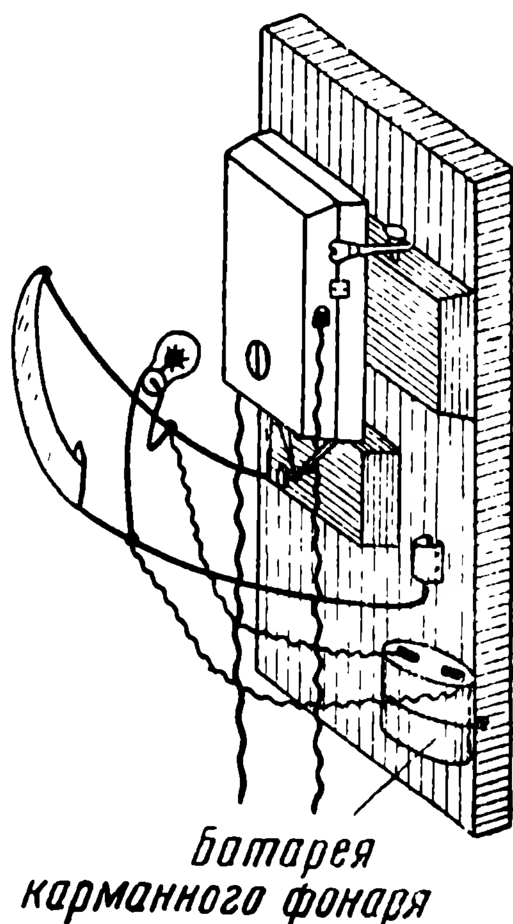


Рис. 17. Установка для измерения температуры с зеркальным гальванометром: *А* — без осветителя, *Б* — с осветителем.

Укрепив зеркальный гальванометр на подставке посредством имеющихся сверху и снизу трех винтов, осторожно опускают арретир (помещающийся справа — см. рис. 17) и, наблюдая через окошечко гальванометра, движениями двух верхних и третьего нижнего винтов приводят гальванометр в такое положение, чтобы грузик, привешенный к зеркальцу, не прикасался к находящемуся под ним проволочному кольцу. Затем корректором (помещающимся слева) устанавливают зеркальце в положение, параллельное окошечку гальванометра.

Вслед за этим на зеркальце направляют свет осветителя и приводят осветитель в такое положение, чтобы зайчик (изображение раскаленной нити лампочки) отражался на делениях шкалы. Если при этом окажется, что зайчик падает не на нулевое деление, его следует направить в это положение, пользуясь корректором. Если в лаборатории нет электропроводки, в качестве источника света можно пользоваться батарейками карманных фонарей, сухими элементами или иными источниками освещения. Наконец, возможно пользоваться зеркальными гальванометрами следующим способом. На окошечко гальванометра наклеивается вертикально черная нитка. Шкала, разделенная на миллиметры и сантиметры, изготовляется из плотной белой бумаги. Цифры на шкале надписываются тушью в их зеркальном отражении. В середине шкалы, под нулем, прорезается узкая (2 *мм*) вертикальная щель. Наблюдатель через это отверстие видит отражающиеся в зеркальце цифры шкалы и производит отсчет, отмечая совпадение делений с черною нитью, т. е. по типу диоптра (Калабухов, 1936). В настоящее время выпущен очень удобный зеркальный гальванометр экспериментальных мастерских Арктического института, которым можно пользоваться и в полевых условиях (рис. 18).

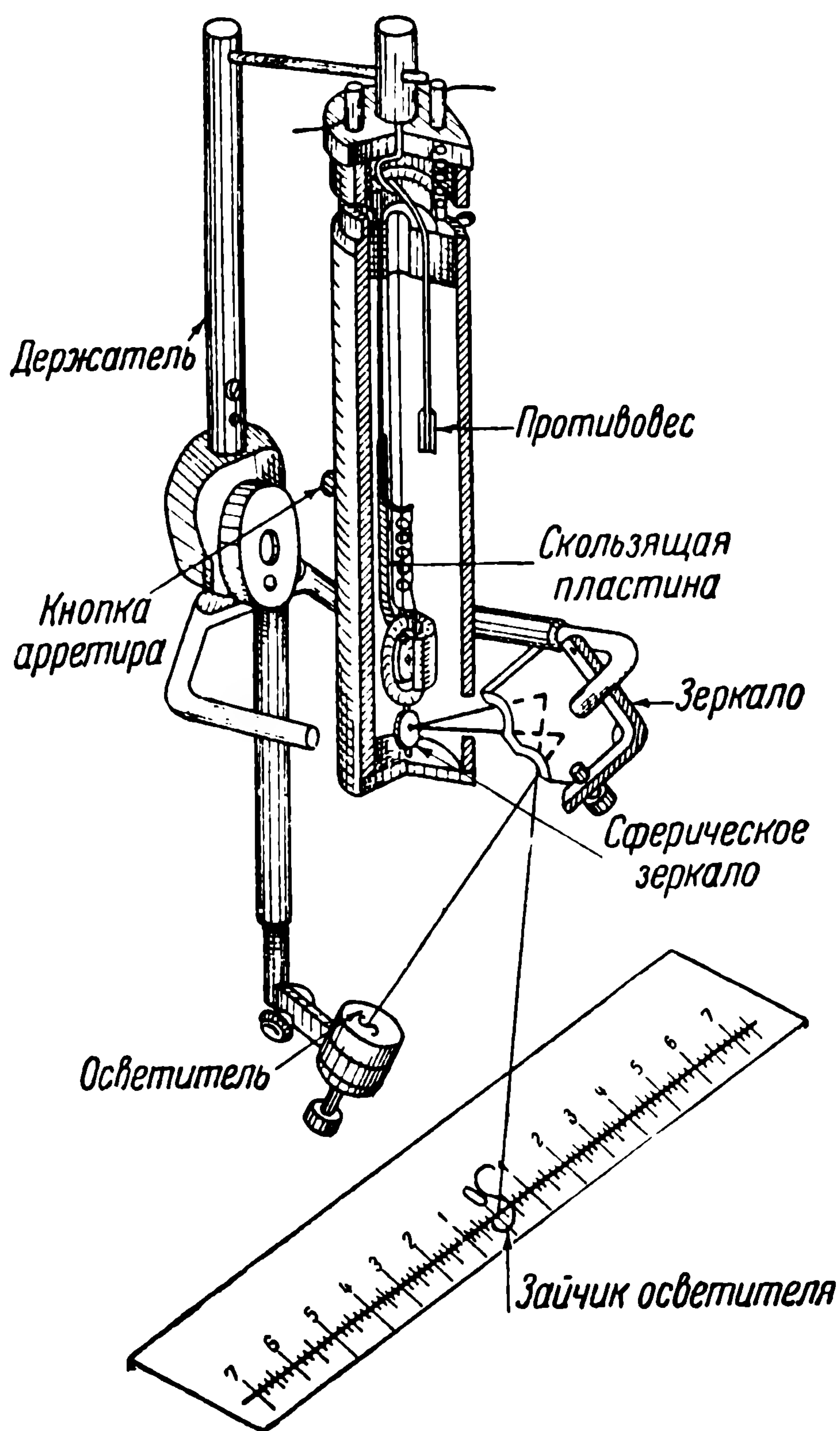


Рис. 18. Схема зеркального гальванометра экспериментальных мастерских Арктического института

Включение гальванометров в цепь всегда необходимо производить через переключатель (см. рис. 15, 16, 17, 18), чтобы не вызы-

вать их сотрясения при прикосновении к термометрам. Концы проводов (медных), идущих от гальванометра к клеммам переключателя так же, как и концы медного провода термопар и поверхность самих клемм, прежде чем производить соединение, необходимо тщательно очищать посредством напильника и наждачной бумаги. Так как в промежутках между наблюдениями гальванометры должны быть замкнуты «на себя», удобнее всего пользоваться переключателем для радиоантенн, присоединяя один из проводов, идущих от гальванометра, и один конец провода от термопары к одной из боковых клемм, а другие концы к средней клемме (см. рис. 15). Тогда при соединении переключателя обеих клемм гальванометр будет замкнут на себя. Включение термопар для измерения температуры следует производить поднимая ручку переключателя (рис. 15, 17).

Если измерения желательно производить в нескольких точках, удобно пользоваться несколькими термопарами одинаковой или разной длины, присоединенных к гальванометру через специальный переключатель (см. рис. 17). При этом соединение термоспаев должно быть таким, чтобы каждый из них включался в цепь в паре с контрольным термоспаем, находящимся в термосе (см. рис. 15).

Прежде чем производить измерения температуры, необходимо определить, скольким делениям шкалы стрелочного или зеркального гальванометров соответствует один градус разности температvр между двумя спаями термопары. Для этой цели оба конца термопары вместе с точными ртутными термометрами погружаются в термосы, один из которых наполнен водой любой температуры, а другой—водой, температура которой на 2—3° выше или ниже, чем в другом. Термометры и термопары вводятся в термосы через небольшие отверстия в закрывающих их пробках, и концы термопар прикрепляются к шарикам термометров посредством тонких резервных колец, сделанных из отрезков трубок. Проверив, установлены ли стрелка или зайчик гальванометра при выключенной термопаре на нулевом делении шкалы, быстро отмечают показания ртутных термометров в обоих термосах и, включив термопару, отмечают показания гальванометра. Сменяя воду во втором термосе, отмечают, таким образом, показания гальванометра, соответствующие разности температур 4°—5°, 6°—7°, 8°—9°. Предположим, что при данной термопаре мы имеем следующие показания зеркального гальванометра (табл. 13):

Таблица 13

Градуировка гальванометра

Температура 1-го спая	Температура 2-го спая	Разность температур	Показания гальванометра
20°	22,0°	2°	10 *мм*
20°	24,6°	4,6°	23 *мм*
20°	26,8°	6,8°	34 *мм*
20°	28,0°	8,0°	40 *мм*

т. е. в данном случае 1° = 5 *мм*, а «цена» одного деления гальванометра равна 0,2°.

Нанося на миллиметровую бумагу по оси абсцисс деления шкалы в миллиметрах, а по оси ординат разность температур, можно путем интерполяции быстро находить значение показаний гальванометра для любой разности температур при любых показателях термопар и гальванометров. Абсолютную величину температуры определяют, прибавляя или вычитая величины температуры контрольной термопары. Так как термопары позволяют определять не абсолютную температуру, а разность температур между двумя термоспаями, один конец термопары должен быть контрольным и находиться вместе с чувствительным ртутным термометром в термосе (см. рис. 15, 16 и 17). Перед измерениями посредством зеркального гальванометра в термос следует наливать воду, имеющую температуру, близкую к той, которую предлагают измерять, так как при большой чувствительности гальванометров этого типа, их шкала обычно охватывает разности температур всего в 15°—17°. Стрелочные гальванометры менее чувствительны и их шкала позволяет измерять разность температур в диапазоне 30°—40°.

Измеряя температуру посредством стрелочного гальванометра, необходимо помнить также, что у некоторых применяемых для этой цели типов нулевое деление находится в середине шкалы (так называемый «нуль-инструмент»), а у других, более чувствительных, на конце шкалы, с левой стороны. Вследствие этого в последнем случае всегда нужно температуру в термосе с контрольной термопарой поддерживать или ниже температуры измеряемых объектов (при измерении высоких температур), или, наоборот, выше (при измерении температур ниже 0°), соответственно изменяя соединения термопары с гальванометром.

При работе с гальванометром в условиях температуры ниже 0° в качестве контрольной смеси в термос удобнее помещать снег или лед с водой. При высоких температурах можно пользоваться водой или помещать в пустой термос термопару, прикрепленную к ртутному термометру. При употреблении нескольких термопар вследствие их разной длины, разной поверхности спаев и других возможных отличий градуировку следует производить для каждой отдельно, занумеровав их бумажными или жестяными номерами.

Наиболее совершенным типом термоэлектрических установок являются самозаписывающие приборы. Принцип их конструкции построен на включении термопары в систему потенциометра, в цепи которого разность потенциалов термопары компенсирована электродвижущей силой сухой батареи. В этом случае стрелочный гальванометр применяется лишь как «нуль-инструмент», посредством которого достигается компенсация электродвижущих сил термопары и батареи. В приборе смонтирован электромагнитный отметчик — перо, которое прижимается к бумажной ленте, занимающий на вращающемся барабане одно положение, пока электродвижущиеся силы компенсированы, и движущийся вверх или вниз при охлаждении или нагревании второго спая термопары.

Кататермометр и его применение. Так как все перечисленные выше типы жидкостных, металлических и термоэлектрических термометров позволяют определить лишь абсолютную величину температуры среды, но не отражают действия факторов, влияющих на охлаждение или перегревание организма (как, например, влажность и движение воздуха, влияющие на теплоотдачу), необходимо познакомить читателей с употреблением прибора, используемого для оценки этого суммарного эффекта внешних условий, а именно кататермометра Хилла (Сергеев, 1929). Этот простой прибор (рис. 19), позволяет определять потерю тепла (а при высоких температурах — нагревание) на единицу поверхности в милликалориях, при температуре кататермометра, близкой температуре тела человека (35—38°). Прибор представляет собой термометр, состоящий из стеклянной трубки с большим (ёмкостью около 50 *см*³ резервуаром, наполненным подкрашенным спиртом, и шкалы с делениями от 35° до 38° (см. рис. 19). В верхней части термометра имеется пустой резервуар, куда входит спирт при повышении температуры выше 38°. Наблюдения с кататермометром производятся следующим образом. Прибор нагревают в тепл й воде (температура около 50°—60°) до тех пор, пока спирт не заполнит весь капилляр и примерно $^1/_3$ верхнего резервуара, а затем, насухо вытерев нижний резервуар, кататермометр помещают в ту точку, в которой желательно определить величину охлаждения. Держа кататермометр вертикально, отмечают время его охлаждения (опускания спиртового столбика в капилляре) от 38° до 35°. Для этой цели удобнее всего пользоваться секундомером, пуская его в ход, когда мениск пройдет деление 38°, и останавливая, когда спирт дойдет до деления 35°.

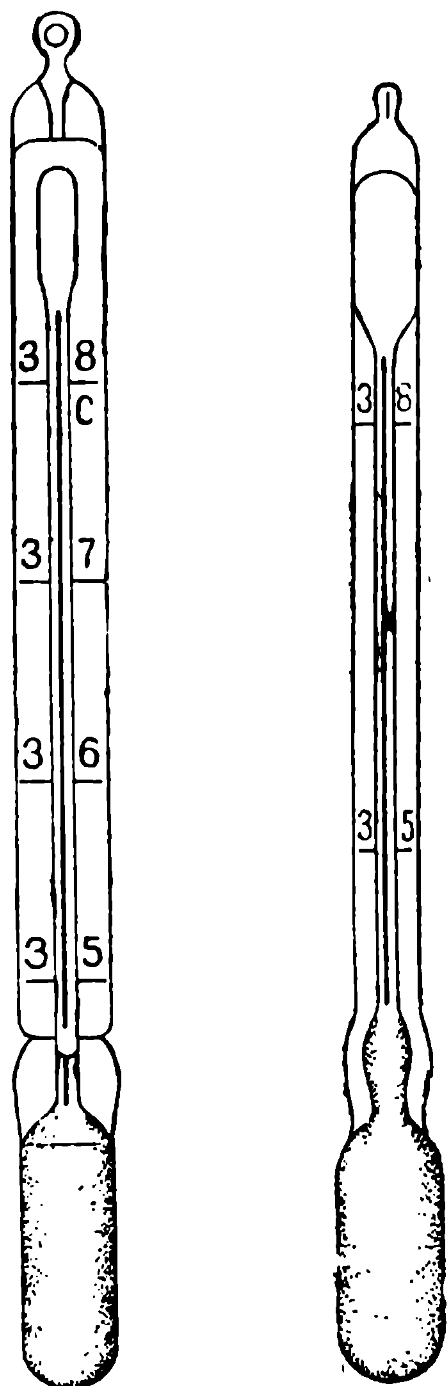


Рис. 19. Кататермометры: слева модель А, справа **модель *Б*.**

Так как для каждого кататермометра известна поверхность резервуара, его объем * и удельная теплоемкость наполняющей его жидкости, то по скорости охлаждения на эти 3° (38—35°) можно определить *величину потери тепла на 1 см² поверхности резервуара кататермометра в милликалориях,* дав тем самым характеристику данного комплекса внешних условий. Определение этой величины производится по формуле $H = \frac{F}{T}$, где H — искомая величина теплоотдачи в милликалориях на 1 *см*² в

* Так как объем жидкости, находящейся в капилляре, незначителен по сравнению с ее объемом в нижнем резервуаре, и так как теплоотдача с поверхности капилляра затруднена воздушным слоем в кататермометрах первого типа (см. рис. 19) или толстым стеклом, то эта величина не принимается в расчет.

1 секунду, T — время охлаждения от 38° до 35°, определяемое по секундомеру, и F — так называемый фактор данного кататермометра, т. е. число милликалорий, теряемых на 1 *см*² при его охлаждении от 38° до 35° на 1 *см*². Числовое значение фактора указывается в паспорте каждого кататермометра и обычно написано на оборотной стороне его шкалы. Если хотят определить скорость нагревания при температуре воздуха выше 38°, необходимо кататермометр предварительно охладить в воде и определить скорость подъема мениска спирта в капилляре от 35° до 38°. Необходимо указать, что при измерении нельзя ограничиться одним отсчетом, а необходимо производить подряд 3 определения и для характеристики условий брать среднюю величину теплопотери. Разумеется, отсчеты следует производить один вслед за другим, чтобы избежать изменения внешних условий, например, изменения скорости ветра.

II. Измерение температуры тела животных производится ртутными термометрами и термоэлементами. Для мелких видов позвоночных (земноводные, пресмыкающиеся, некоторые виды птиц и млекопитающих) можно применять термометры от малой модели психрометра Ассмана, шарик которых достигает диаметра не более 3—4 *мм*. Для мелких видов птиц и млекопитающих можно применять и обычные медицинские термометры, в особенности изготовленные из литого стекла термометры-пращи. Но, так как медицинские термометры имеют деление всего от 33° до 42°, применение их возможно лишь при работе с гомотермными видами. Большим недостатком применения ртутных термометров является то обстоятельство, что в связи с необходимостью держать их в прямой кишке или в полости рта в течение нескольких минут требуется фиксация животного на этот период. Наиболее удобным является измерение температуры тела посредством описанных выше термоэлементов, дающих возможность производить отсчет через несколько секунд. Наконец, только посредством термопар можно измерять температуру тела мелких видов или молодых животных, а также определять температуру на поверхности кожи, поверхности яиц и т. д. Нужно лишь подчеркнуть, что, особенно при измерении температуры тела, необходимо следить за тем, чтобы слой шеллака, изолирующий концы термопар, был неповрежден. Для этой цели лучше всего после каждой серии измерений снова лакировать термопары. Желательным конструктивным изменением в термопарах для измерения температуры тела следует считать закрепление в толстой трубке той части термопары, которая не вводится в тело животного, что предохраняет его от глубокого введения термопары и от возможности ранения (рис. 20).

Измерение температуры тела термометрами и термопарами следует производить в прямой кишке, или в полости рта, а у некоторых видов млекопитающих — в защечных мешках (например, у сусликов). У птиц измерение температуры можно производить в пищеводе (Рюмин, 1939). Необходимо помнить, что измерения темпера-

туры будут отличаться в зависимости от того, насколько глубоко термометр введен в полость тела (табл. 14).

Таблица 14

Температура в прямой кишке домовой мыши (*Mus musculus*) в зависимости от глубины введения термопары (по Нильсену, 1938)

Глубина введения в миллиметрах	Температура
5	34,7°
10	35,9°
15	36,7°
20	37,1°

В связи с этим удобнее применять ограничивающую движение термопары модификацию (см. выше), так как в этом случае измерение всегда производится на одной и той же глубине.

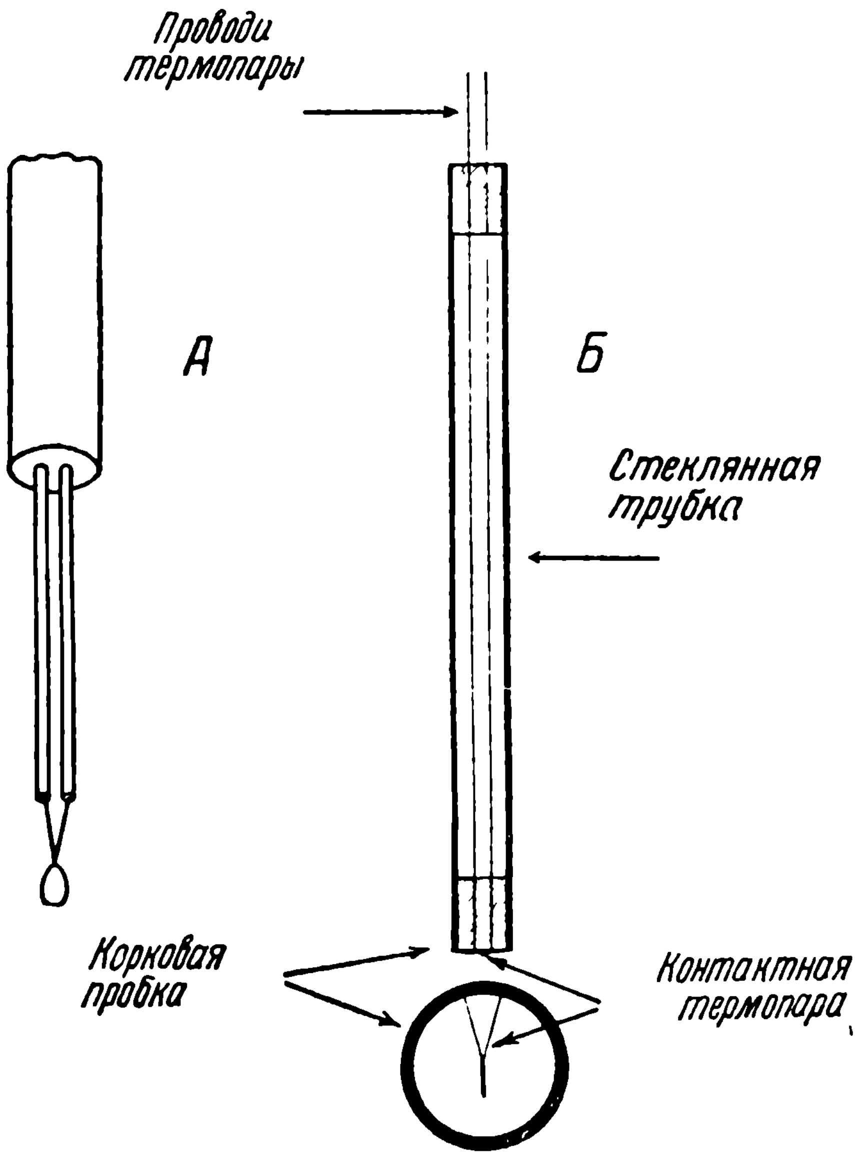


Рис. 20. Термопара для измерения температуры тела: *А* — для измерения температуры в прямой кишке (по Нильсену, 1938); *Б*—для контактных измерения (по Робиссону, 1927).

Для некоторых целей необходимо измерять температуру поверхности тела. Разработана методика измерения температуры кожи у человека и температуры тела мелких беспозвоночных. Для этой цели следует употреблять контактные термопары, прикладываемые к поверхности тела животного и изолируемые от воздуха слоем пробки. Впервые они были применены для измерения температуры тела насекомых (см. рис. 20).

Термопары могут употребляться для измерения температуры поверхности яиц. Для длительных наблюдений за колебаниями температуры поверхности яиц можно применять способ, предложенный Рольник (1939; рис. 21). Наконец, для измерения температуры яиц в гнезде. Для этого применяют термоспай-петлю (рис. 21). Прокалывание яиц с целью измерения внутренней температу-

ры примененное Слинько (1936) и Рюминым (1940), едва ли целесообразно даже для единовременных наблюдений, так как во время операции прокалывания температурный режим может быть нарушен, а повреждение оболочек вызовет инфицирование эмбриона и его гибель

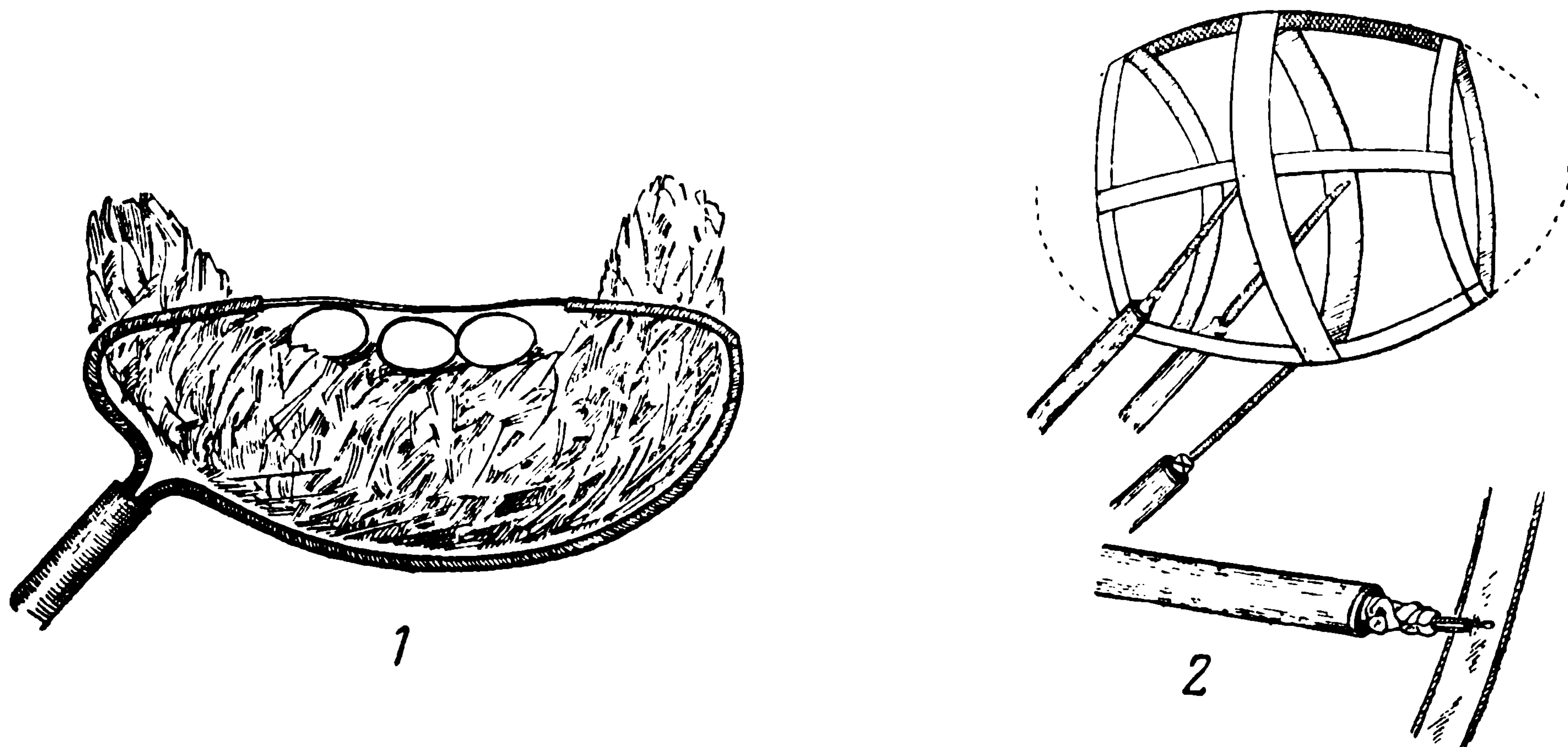


Рис. 21. Термопары: слева для измерения температуры в гнезде птиц (по Болдуину и Кенди, 1927, 1932) и справа — на поверхности (по Рольник, 1939).

В заключение нужно указать, что для косвенного изучения некоторых сторон терморегуляции животных может быть применен кататермометр Хилла, о котором мы уже упоминали выше. Мы предложили использовать этот прибор для сравнения теплопроводности шерстного покрова некоторых видов грызунов (Калабухов, 1938; Бабенышев, 1938). Несомненно, применение кататермометра возможно и при изучении теплопроводности покровов птиц и других наземных позвоночных. Для этой цели из распластанной и высушенной шкурки, тщательно очищенной от мышц и жира, вырезается кусок по форме резервуара кататермометра и сшивается вокруг него (шерстью наружу). Определение теплопроводности производится при одной или нескольких, но постоянных температурах (Бабенышев, 1938). Для получения точных данных необходимо определять теплопроводность каждой шкурки не менее 3-х раз и обязательно использовать шкурки нескольких экземпляров данного вида с учетом возможных возрастных и сезонных различий в строении мехового покрова. Крайне важно насухо вытирать кататермометр перед введением его в сшитый из шкурки чулочек.

Вторым разделом методики изучения влияния температуры среды является *создание определенных температурных условий* для подопытных животных.

Существуют три основных типа установок, применяемых для этих целей.

Термостаты. Наиболее распространенным типом приборов этого

рода являются термостаты для поддержания температуры *выше температуры помещения, в котором они находятся,* т. е. обычно выше 15°—20°.

Сохранение определенного уровня температуры осуществляется путем изоляции внутренней камеры прибора (двойные стенки и воздушная, водная, пробковая или асбестовая прослойка между ними), системой подогрева (нагреваемые электрическим током спирали или керосиновые лампы) и, наконец, наличием автоматического терморегулятора (см. далее). Несмотря на значительные размеры термостатов (объем внутренней камеры до 1 *м*^{3}) их применение для содержания наземных позвоночных в том виде, в котором термостаты поступают в продажу, крайне ограничено. Основным препятствием служит отстутствие вентиляции, совершенно необходимой при длительном содержании в термостатах животных, особенно отличающихся большой интенсивностью обмена (птицы и млекопитающие). С крупными видами работа в термостатах этого типа просто невозможна. Недостатком служит и то, что в них можно поддерживать лишь относительно высокую температуру. Все же для кратковременных опытов с этими формами термостаты могут быть использованы при условии помещения в них растворов едкого калия (KOH) или едкого натрия (NaOH) для поглощения выделяемой животным углекислоты и также при создании необходимых для данных форм условий освещения, например: освещение естественным светом через стеклянную дверь или электрическим светом для дневных форм, затемнение для ночных видов или форм, обитающих в почве (слепыш, крот). Разумеется, что при этом для животных должна быть соответственным образом приспособлена внутренняя камера термостата. Необходимо приготовить соответствующего размера клетки, установить под ними сосуды для поглощения углекислоты, сделать проводку для лампы, освещающей в случае необходимости клетку с животным сверху или сбоку, и т. д.

Крайне важно также учитывать значительный вертикальный градиент температуры в термостатах. Поэтому угловой термометр, посредством которого измеряется температура в них, надо устанавливать на уровне тела подопытных животных.

Значительно больший срок можно вести опыты в термостатах с пойкилотермными позвоночными—земноводными и пресмыкающимися. Эти приборы вполне пригодны и для изучения влияния температуры на эмбриональное развитие земноводных, пресмыкающихся и птиц. По сути дела, все применяемые системы инкубаторов для птиц являются модификацией термостатов. Не давая описания техники подогрева, которая крайне проста как в случаях, когда термостат обогревается электричеством, так и при применении керосиновых ламп или газовых горелок, необходимо остановиться на системе поддержания температуры на постоянном уровне посредством применения автоматических терморегуляторов.

Для термостатов, изготовляемых в настоящее время в массовом

количестве и обогреваемых электрическим током, применяется так называемый биметаллический терморегулятор.

Как и термометр термографа (см. выше) этот тип терморегулятора основан на применении металлической пластины, состоящей из двух металлов с разным коэфициентом расширения. Пластинка закреплена одним концом внутри трубки, опускаемой в термостат. Наверху в особой коробке эта пластинка соединена с проводом, идущим от питающей термостат электроэнергией сети к его нагревательной системе (рис. 22). С другой стороны верхнего конца пластины установлен второй подвижной контакт — винт. Если оба контакта через пластину соединены, ток идет в нагревательную систему термостата, и, наоборот, если винт не касается пластины, термостат выключается. Установив вначале винт вплотную к пластине, наблюдают, пока температура термостата не повысится до желаемого уровня, после чего отодвигают винт лишь настолько, чтобы между ним и пластиной возникала искра. Тогда, если термостат будет перегреваться, расширение металлов вызовет изгиб пластины и размыкание тока. Как только температура понизится, пластинка снова замкнет контакт. Недостатком терморегулятора этого типа является загрязнение контактов в результате образования на них окислов металлов и уменьшение в связи с этим точности терморегуляции. Чтобы избежать этих последствий, необходимо регулярно очищать контакты или в качестве их применять платину, или платинированный металл. Биметаллический терморегулятор применяется и в термостатах, подогреваемых керосиновыми лампами (см. рис. 22).

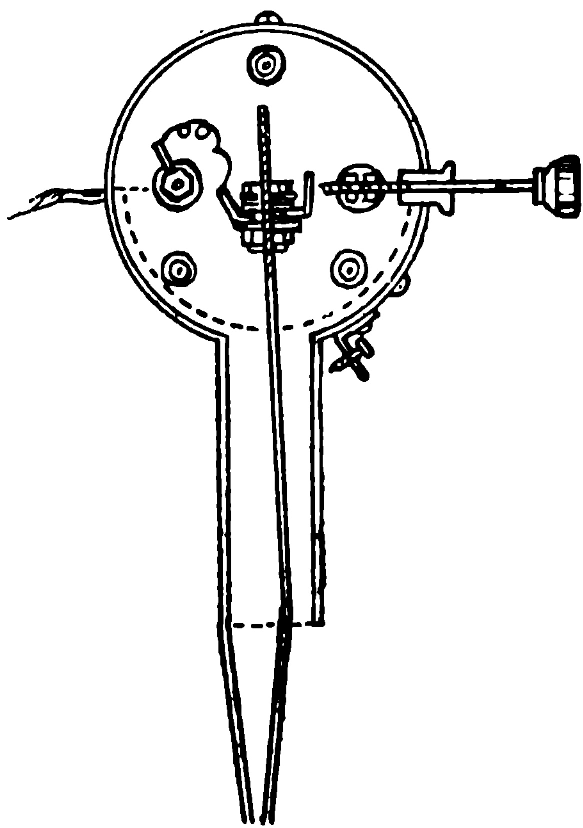


Рис. 22. Биметаллический терморегулятор (по Кожанчикову, 1937).

Наиболее совершенным терморегулятором является ртутно-толуоловый, осуществляющий размыкание тока более сложным путем — через реле. Приводим описание такого терморегулятора конструкции проф. В. В. Алпатова в лаборатории экологии Института зоологии Московского государственного университета. Ртутно-толуолвый терморегулятор представляет собой открытый сверху капилляр, соединенный с другой, более широкой, запаянной на конце стеклянной трубкой. Для увеличения объема трубка изогнута змеевиком (рис. 23). Широкая часть этого сосуда наполняется через специальную отводку толуолом, а более узкая нижняя её часть и капилляр — ртутью. В наполненную ртутью часть капилляра впаян электрод, от которого идет провод к батарее, аккумулятору или трансформатору переменного тока. В верхнее отверстие капилляра вводится длинная проволока — второй электрод, от которого провод

идет к реле. В качестве реле может быть использован изготовляемый как наглядное пособие школьный телеграф Морзе. Его необходимо лишь дополнить ртутным прерывателем тока, укрепляемым на рычаге. Во избежание окисления электродов ртутный прерыватель обычно наполняется азотом и состоит из небольшой овальной ампулы с двумя электродами на её концах, содержащей небольшое количество ртути. При горизонтальном положении рычага, когда ток идет через катушку электромагнита, ртуть стекает к одному концу ампулы и разъединяет её электроды. Наоборот, когда ток не идет через электромагнит и рычаг поднимается, ртуть равномерно

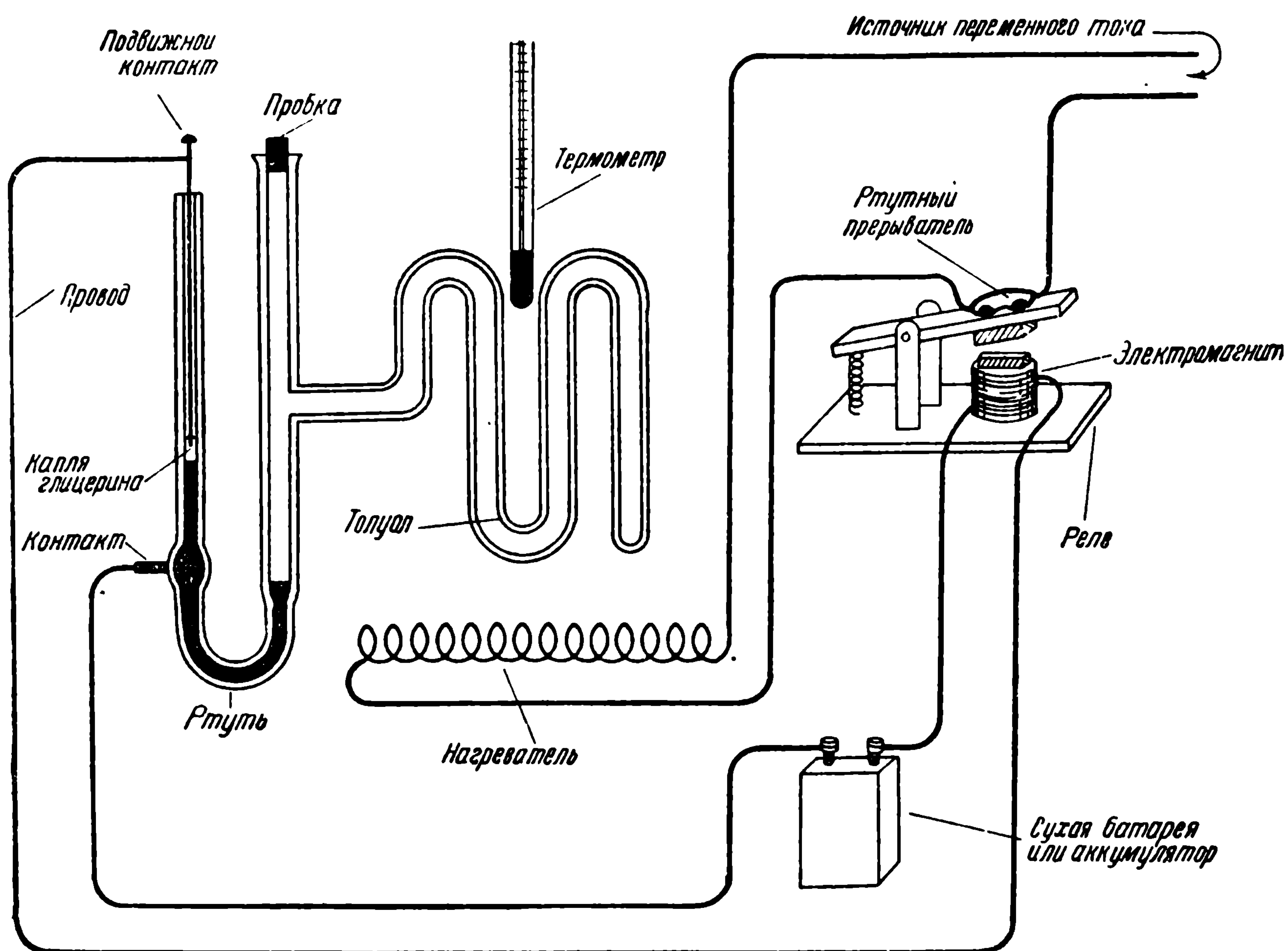


Рис. 23. Ртутно-толуоловый терморегулятор (по Алпатову).

растекается по дну ампулы, замыкая цепь, идущую через неё. Терморегулятор включается в цепь таким образом, что ток, идущий для нагревания термостата, проходит через ампулу реле, а гальванический — от батареи или трансформатора через катушку реле и через электроды ртутно-толуолового регулятора (см. рис. 23).

Терморегулятор вводится в камеру термостата, а его второй, подвижный, электрод вынимается из капилляра. После нагревания термостата до нужной температуры, когда толуол, расширившись, поднимет столбик ртути до определенного уровня, поверх мениска ртути наливается капля глицерина (чтобы избежать образования окислов при искрении). В глицерин осторожно опускается подвижный контакт до тех пор, пока его конец не будет находиться на расстоянии 2—3 *мм* от ртути. Если теперь температура в термостате повысится на несколько долей градуса, расширение толуола вызовет

повышение уровня ртути и замыкание цепи, идущей через терморегулятор и катушку реле. Тем самым рычаг реле разомкнет цепь нагревательной системы, которая идет через ртутный прерыватель. Как только в результате этого термостат охладится, толуол уменьшится в объеме, ртуть опуститься, и цепь, идущая через электромагнит, опять разомкнется. Тогда будет снова замкнут ток в нагревательной системе. Важным условием, обеспечивающим чувствительность терморегулятора, является соединение верхнего контакта со ртутью через глицерин, который ежедневно следует сменять, удаляя его кусочком ваты, навернутой на тонкую проволоку.

Ознакомившись с конструкцией и действием простых термостатов, перейдем к описанию более совершенного их типа, так называемых политермостатов, представляющих комбинацию ряда камер, изолированных одна от другой, в каждой из которых может поддерживаться любая температура.

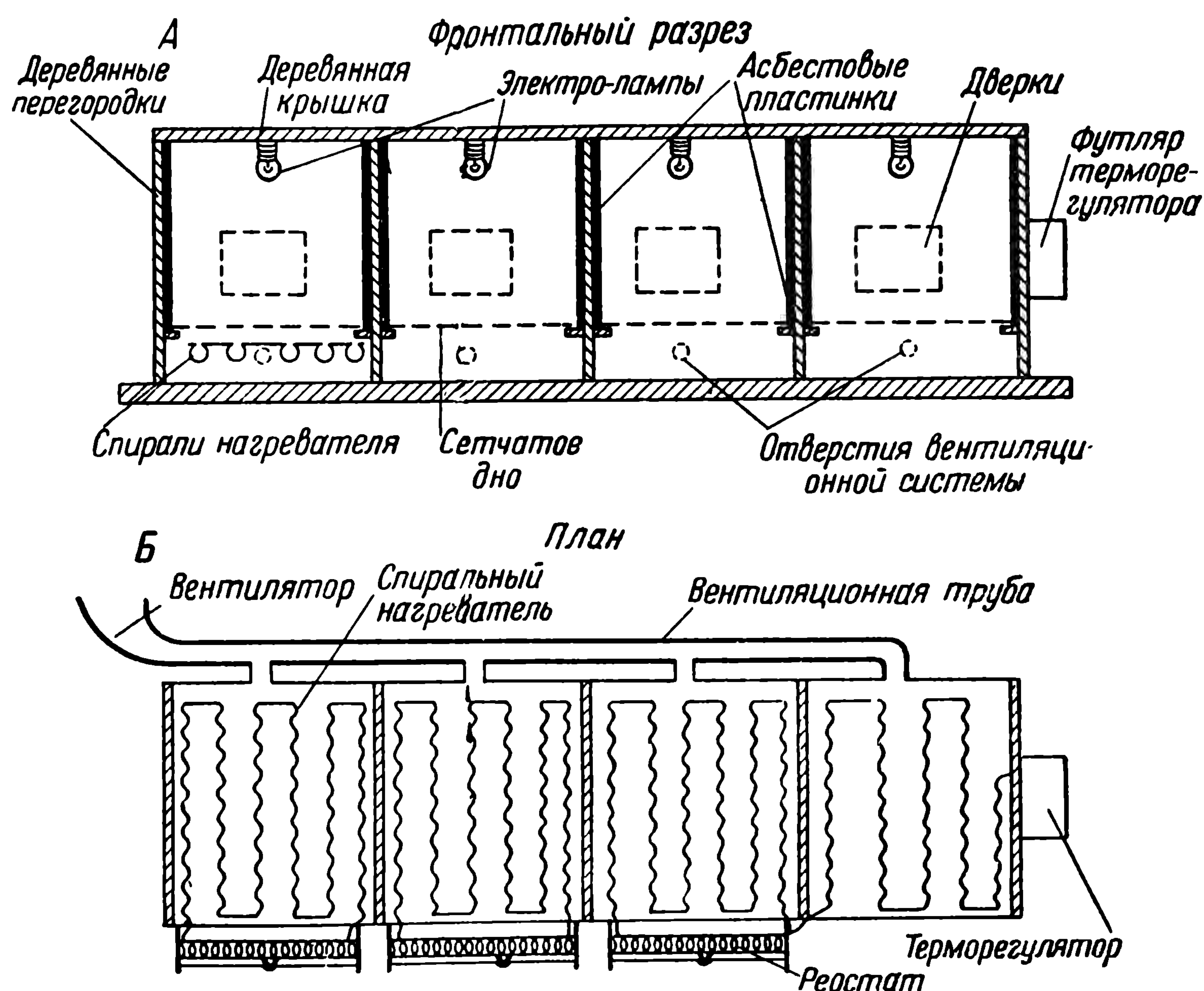


Рис. 24. Политермостат (по модели лабораторий экологии Института зоологии МГУ и Биологического института ЛГУ).

В основу описания положена конструкция экологических лабораторий Института зоологии МГУ и Петергофского биологического института ЛГУ, представляющая максимальные удобства для экспериментальной работы с позвоночными. Основой политермостата является большой футляр длиной в несколько метров. Этот футляр изготовляется из материала, плохо проводящего тепло (обычно из дерева, изолированного изнутри асбестом). В нем располагаются также изолированные одна от другой большого размера камеры,

общее число которых, как правило, не превышает 6—8 (рис. 24). Каждая камера имеет нагревательную систему (спирали из константана или никелина) и отводную трубку для вентиляции.

Так как важна возможность создания любых температурных условий в камере политермостата, следует в каждой из них иметь нагреватели одинаковой мощности, позволяющие повышать температуру не менее, чем до 45—50°. Нагреватели каждой из камер соединены параллельно. Тем самым для работы можно включать и выключать любую из камер посредством установленных выключателей.

Чтобы иметь возможность поддерживать в камерах желаемую температуру в пределах, возможных для термостата (т. е. от температуры помещения до предельной температуры +45° — +50°), *ток в каждую из них поступает через обычные реостаты,* сопротивление которых подбирается соответственно мощности нагревателей. Изменяя сопротивление, преодолеваемое током, поступающим через реостат в нагреватель, от нуля (движок находится на одном конце реостата) до максимального (движок находится на другом конце реостата), можно понижать температуру данной камеры до желаемого предела.

Вентиляционная установка политермостата конструируется посредством соединения труб, отходящих от каждой камеры в общий воздухопровод. Последний выходит к кожуху вентилятора-мотора, выводимого по возможности за пределы помещения, где находится политермостат. Терморегуляцию в политермостатах следует осуществлять в каждой камере или, что более удобно, хотя и менее точно, поставив в одной из камер терморегулятор и реле, прерывающие подачу тока сразу во все камеры. Разумеется, прежде чем включать терморегулятор, следует посредством реостатов создать нужные температурные условия в каждой из камер, причем это необходимо делать, включив вентиляционную установку.

Для наблюдения за животными политермостат следует конструировать так, чтобы его можно было освещать. Для этой цели лучше всего застеклить двойным стеклом передние стенки камер, одновременно предусмотрев конструкцию снимающихся или подвешенных на петлях крышек, которыми можно закрывать эти окна. Лампочки, освещающие камеры, необходимо устанавливать во избежание нагревания вне термостата или под его крышей над специальными для них окнами, также застекленными двойным стеклом, или, что несколько проще, у верхнего края переднего стекла камеры. Снаружи лампочки должны быть закрыты специальными щитками (см. рис. 24).

Со стороны термостата, противоположной окнам, находятся двери камер, размер которых должен быть во всю ширину и высоту камер, чтобы можно было в них устанавливать в случае необходимости клетки максимальных размеров. Для установки клеток должны быть предусмотрены идущие над нагревательной системой перекладины, а нагревательные спирали должны быть закрыты сверху частой сеткой, препятствующей случайному попаданию на них сора.

В экологических лабораториях, изучающих беспозвоночных, часто применяются политермостаты другого типа, в которых камеры отделены одна от другой металлическими перекладинами, хорошо проводящими тепло. Благодаря этому, в приборе постоянно поддерживается градиент температуры, наиболее высокой в одной крайней камере и минимальной в противоположной. (Кожанчиков, 1937).

Для экспериментов с позвоночными такой тип политермостата неудобен, так как в нем нельзя по желанию поддерживать любые комбинации температур в любом числе камер.

Как уже следует из изложенного выше, термостаты указанного типа применяются лишь для поддержания более высокой, чем в помещении температуры, тогда как для ряда исследований необходима низкая температура. До сих пор еще не существует массового производства такого рода установок специально для экспериментальной работы, но, в некоторой степени, для получения низких температур можно пользоваться различного рода холодильниками, изготовляемыми для хранения продуктов.

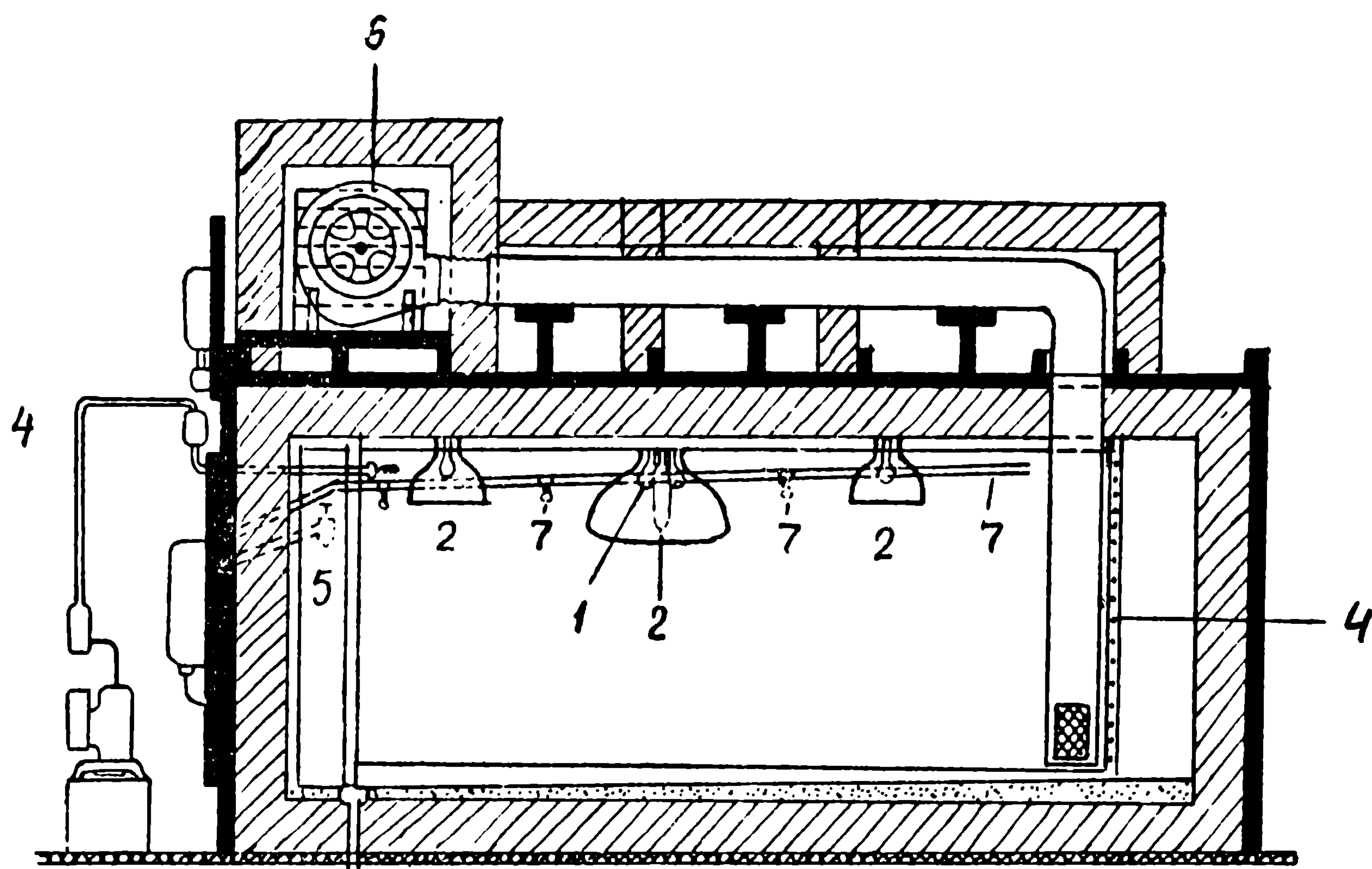
Наиболее простым и доступным образцом такого холодильника являются так называемые комнатные ледники — небольшие шкафчики, внутренняя камера которых — объемом от 0,25 до 1 $м^3$ — окружается льдом или снегом, хорошо защищенным от внешней среды стенками, плохо проводящими тепло. Такие ледники, особенно летом, необходимо ежедневно пополнять льдом или снегом. В зависимости от конструкции ледников, соотношения объема их камеры и части, наполняемой льдом, в них можно поддерживать температуру от +10° до 0°. В настоящее время поступают в продажу холодильники, изготовляемые рядом наших заводов (например, Харьковским заводом «Механолит»), в которых понижение температуры создается холодильной установкой, представляющей собой систему трубок, по которым движется сжиженный газ или легко испаряющаяся жидкость. При их испарении в системе охлаждения ледника температура резко падает. В таких рефрижераторах можно поддерживать температуру на уровне —10° — —20° Объем электрорефрижераторов, изготовляемых для гастрономических магазинов, позволяет содержать в них животных средних размеров.

При экспериментах с животными необходимо в рефрижераторе заменить передние стенки или дверки двойной рамой для наблюдений, а также обеспечить освещение и вентиляцию.

Наиболее совершенным типом установки для изучения влияния температуры на животных является политермостат, в котором можно поддерживать как высокие, так и низкие температуры. Политермостаты такого типа имеют нагревательную и охладительную установки.

Сочетание системы нагревания и охлаждения имеется также в так называемом климоактометре, сконструированном для изучения влияния климатических факторов на промысловых птиц и млекопитающих. Эта установка представляет собой климатическую камеру, размер которой позволяет не только помещать в нее крупных птиц

и млекопитающих, но даже, в случае надобности, заходить экспериментатору (высота 1,5 *м,* ширина 2,4 *м,* длина 3,6 *м*). Двойные



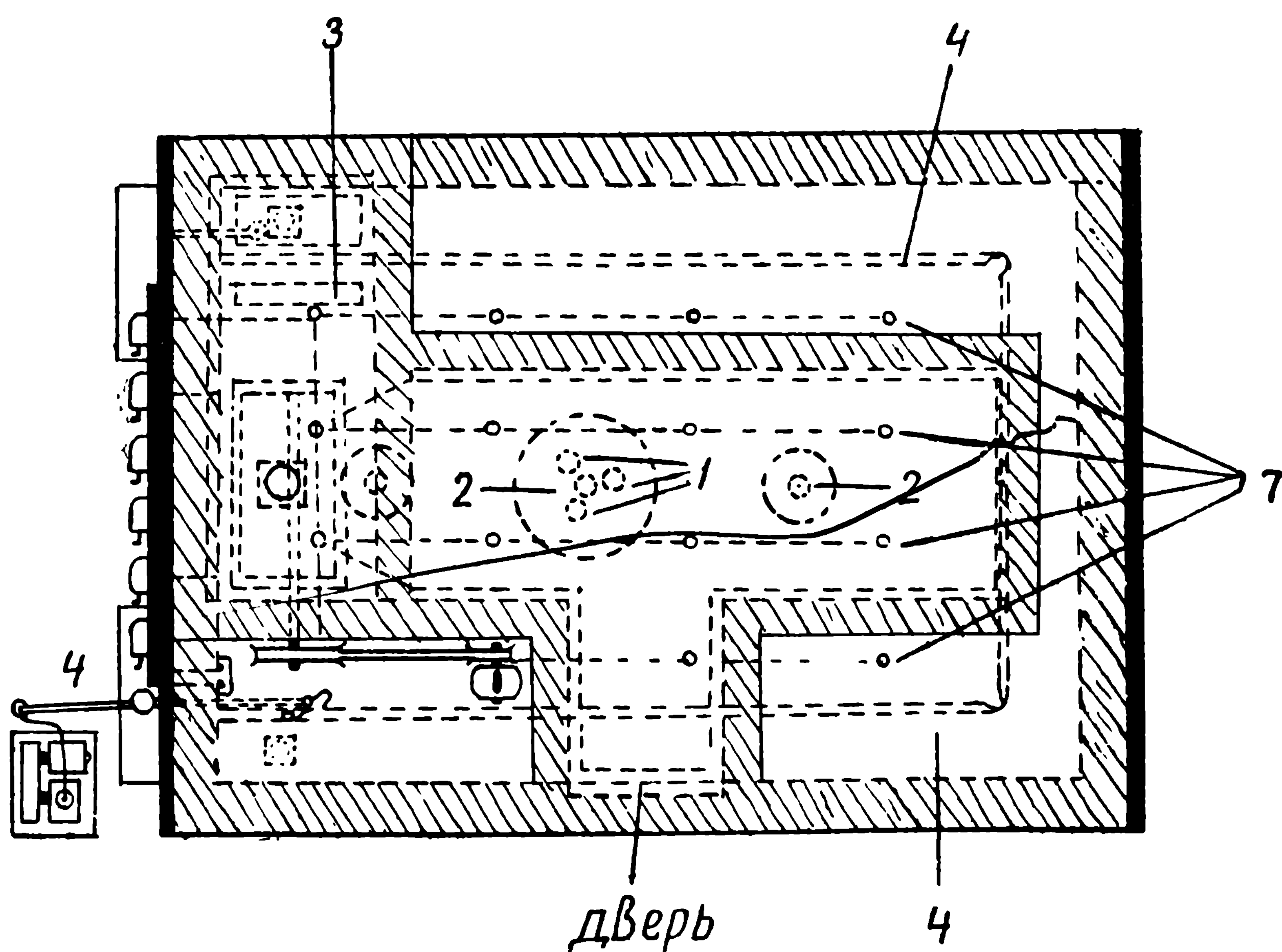


Рис. 25. Климоактометр (по Джирстелю, 1938).

стенки камеры образуют воздушный тепловой изолятор, действие которого усиливается тем, что обе стены покрыты слоем пробки толщиной 10 *см.* В камере размещены следующие приборы, позволяющие создавать разнообразные комбинации внешних условий:

1) лампы электрические (обыкновенные) — 1 в 400 w и 3 по 100 w (видимый свет);

2) лампы ртутные или кварцевые — 3, разной силы (ультрафиолетовый свет);

3) нагреватели, позволяющие повышать температуру воздуха до +49°;

4) проводящая система холодильника, позволяющая понижать температуру камеры до —30°;

5) увлажнители и поглотители влаги, позволяющие регулировать влажность воздуха от 0% до 100%;

6) воздуходувка, позволяющая создавать ветер силой до нескольких десятков метров в секунду;

7) дождеватель (дающий при низкой температуре снег).

Эти приборы могут автоматически регулироваться так, чтобы поддерживать постоянные условия в течение длительного времени или изменять их в короткие сроки. В климоактометре можно получить даже такие явления, как ливни или снежные бури.

Переходя к обзору способов изучения реакций животных на температуру, остановимся прежде всего на приемах изучения влияния температуры на поведение животных. Одним из них является использование термоградиент-приборов, примененных впервые Гертером для насекомых, а затем использованных им же (Гертер, 1936) и нами (Калабухов, 1939, 1941) для млекопитающих и пресмыкающихся.

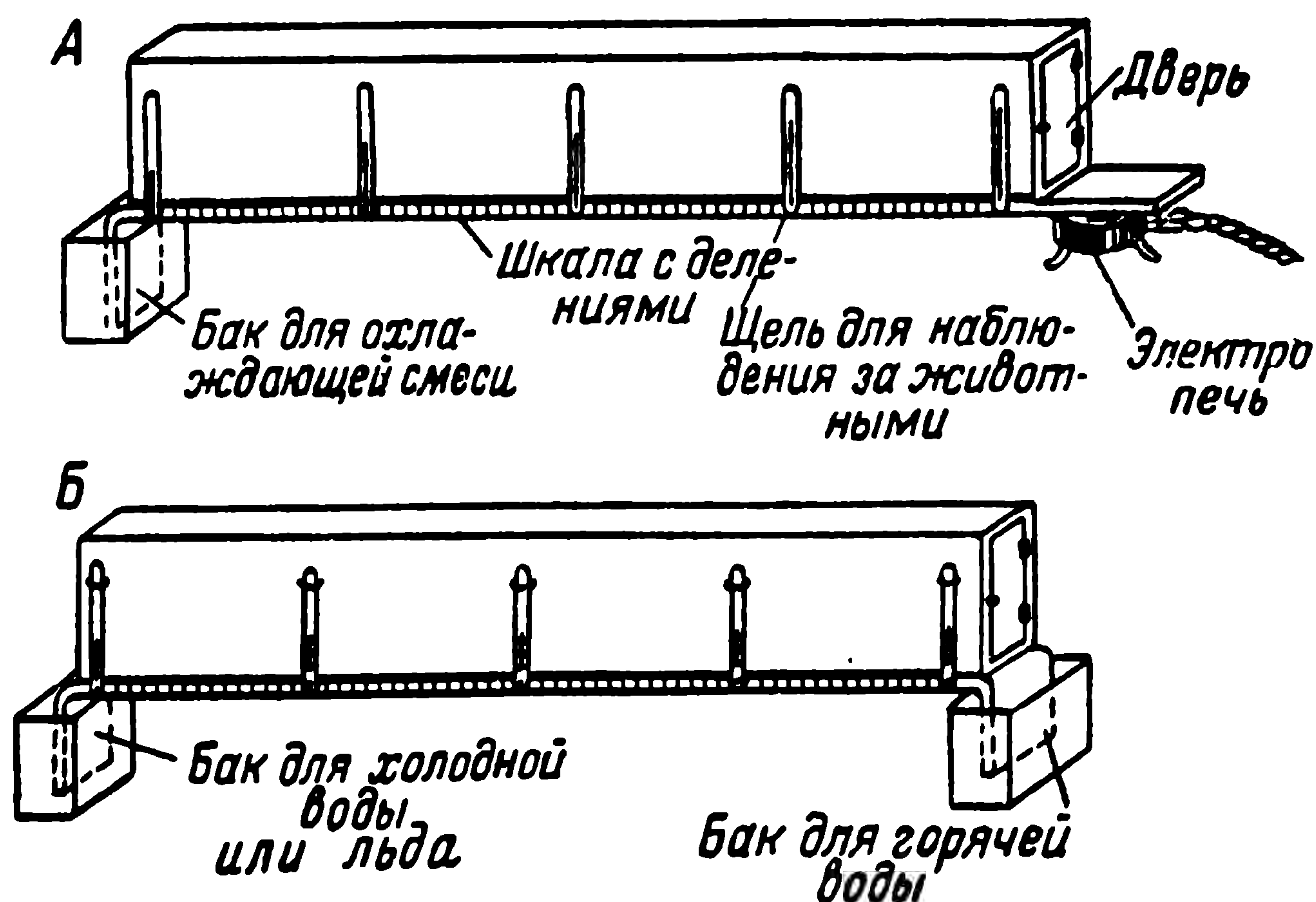


Рис. 26. Термоградиент-прибор стандартного типа (по Калабухову, 1950). *А* — для обогрева электроплиткой, *Б* — для обогрева горячей водой.

В основу конструкции прибора положено наличие у животных тактильной чувствительности к температуре субстрата, на котором они находятся. В связи с этой особенностью животные стремятся уйти из неблагоприятных условий (высокой или низкой темперагу-

ры) и мало подвижны при определенной «предпочитаемой» температуре (см. выше — стр. 24—28). Для создания градиента температуры используется длинная клетка, дно которой состоит из толстой металлической пластины, лучше всего алюминия, толщиной около 1 *см*. Один конец пластины нагревается, а другой охлаждается (рис. 26) *.

Для равномерного нагрева и охлаждения прибора металлическую пластину снизу необходимо покрыть слоем асбестового картона. Вдоль всего прибора на равном расстоянии один от другого в пластину вставлены угловые технические термометры, концы которых введены в высверленные в алюминии отверстия. Сторона прибора, на которой находятся термометры, сплошная, за исключением узкой щели вдоль всего прибора над его полом. Через эту щель производится наблюдение за животным. Под ней наклеена разделенная на сантиметры полоса бумаги — шкала, по которой отмечается положение животного. Сверху и с задней стороны прибор затянут сеткой, соответствующей размерам и силе животных, а с двух его концов находятся подъемные или открывающиеся на петлях дверки. Если прибор предназначен для крупных животных и его длина превосходит 1—1,5 *м*, то целесообразно посредине задней стенки сделать еще одну дверку, также затянутую сеткой. В приборах еще большего размера, как, например, имеющийся в лаборатории экологии Московского зоопарка (длина 3,6 *м*.), нужно сзади сделать две дверки для удобства высадки из него животных и уборки прибора.

Чтобы приборы большого размера можно было использовать и для мелких видов, их стенки следует обтягивать сначала крупной и прочной сеткой, а изнутри по ней натянуть мелкую. Так как в приборе создается градиент от +50° до +5°, размеры прибора в соответствии с размерами животных должны быть таковы, чтобы на расстояние, соответствующее длине тела животного, приходился градиент температуры не более, чем 2°—3°. Поэтому для мелких видов пресмыкающихся и млекопитающих (величиной не более крысы) применяется прибор длиной в 60—120 *см* (Гертер, 1936; Калабухов, 1939 б), а для более крупных животных (лисы, песцы, дикие кошки, куницы, крупные грызуны) пригоден прибор крупных размеров (в 3—4 *м*) (см. рис. 26). Высота и ширина прибора также должна быть рассчитана соответственно размерам животных, и они должны совершенно свободно передвигаться и поворачиваться в нем.

Если опыты ведутся с дневными видами, прибор можно оставлять открытым с задней стороны и сверху, обеспечив равномерное освещение на всем протяжении. При опытах с ночными видами, его необходимо закрывать сверху и сзади подъемными или под-

---

* Когда книга была в печати, мы внесли усовершенствование в конструкцию этого прибора, изогнув «теплый» конец под прямым углом вниз так же, как и «холодный». Это позволяет нагревать прибор горячей водой, а следовательно, использовать его в любых условиях (рис. 26 Б).

весными крышками, оставляя лишь в задней стенке узкую щель над полом (напротив щели в передней стенке) для наблюдений. Наблюдение производится следующим образом. После того как в приборе уже создан градиент температуры, в него помещается животное. Через 10—15 минут начинают по шкале производить отсчеты положения животного, одновременно записывая показания тех термометров, между которыми оно находится. Для отсчетов, повторяющихся каждые 3 минуты, пользуются песочными часами. После 25 отсчетов, т. е. через 75 минут, животное отсаживают и ставят опыт с другими. Через день или два опыт повторяют с тем же экземпляром, производя опять 25 отсчетов. Таким образом, для каждой особи получают 50 отсчетов. Обработка записей производится путем определения температуры пола в той точке, где находилось животное при каждом отсчете. Это ведется путем построения графика падения температур между термометрами. Так, если при данном отсчете животное сидело между делениями 85—105 *см*, а температура термометра, расположенного на делении «80», равна 11° и второго — на делении «120» равна 15°, строим по этим данным график и находим, что положению животного соответствуют температуры 11,5°—13,5°. Для удобства обработки данных берут для каждого отсчета положение середины тела животного, т. е. в данном случае «95», где температура была равной 12,5°. По окончании определения температуры для каждого отсчета вычисляется средняя предпочитаемая температура для данного экземпляра, а затем и для всех прошедших испытание животных этого вида (см. табл. 8). Наконец, строятся графики распределения отдельных отсчетов в процентах к общему числу отсчетов при разной температуре (см. рис. 8).

В результате длительных и разнообразных исследований над грызунами и хищными млекопитающими при помощи термоградиент-приборов различных размеров (от малых — для мышей, до 3,5-метрового для лисиц) не только были выяснены особенности реакции на температуру различных видов и разных форм внутривидовой изменчивости млекопитающих (Калабухов, 1938 а, 1939 б, 1941, 1943, 1946), но и установлена причинная связь между этой кинетической реакцией животных и зависящими от температуры изменениями обмена веществ и терморегуляцией (Калабухов, 1939 б). Сконструированные нами приборы были с успехом использованы для изучения температурных реакций земноводных и пресмыкающихся Рюминым (1939) и млекопитающих — Пономаревым (1944) и Щегловой (1945). Один из наших приборов послужил образцом модификации такой установки для водных животных в лаборатории гидробиологии Биологического института ЛГУ (Граевский и Заболоцкий, 1939; Заболоцкий, 1939; Европейцева, 1944; Граевский, 1946). Во всех этих исследованиях, кроме экспериментов с водными животными, где устанавливался градиент температуры среды, в которой находились животные, *изучалась их реакция на температуру субстрата, т. е. металлического пола прибора, по которому они передвигались.*

Этот принцип изучения температурной реакции для большинства наземных животных безусловно правилен. Особенно очевидна зависимость реакции от градиента температуры субстрата (а не воздуха) для млекопитающих, термотактильная чувствительность которых связана с наличием непокрытых мехом участков кожи на конечностях (подушечки на пальцах). Наоборот, остальная поверхность их тела относительно хорошо защищена от колебаний температуры воздуха густым и плотным меховым покровом. Мы склонны предполагать, что именно термотактильная чувствительность конечностей и является механизмом сигнализации у млекопитающих при процессах терморегуляции, чем и определяется совпадение температуры минимального обмена («критической») и термотактического оптимума, как это было показано нами (Калабухов, 1939 а). Сходная связь между термотактильной чувствительностью и реакцией обмена веществ у пойкилотермных животных была обнаружена в опытах с насекомыми Зенякиным (1937), с ящерицами и водными формами — Граевским (1946) и др.

Тем не менее десятилетний опыт работы с термоградиент-приборами привел нас к выводу, что установки типа, предложенного Гертером, обладают одним существенным дефектом конструкции. Большинство исследуемых в них животных, и в частности млекопитающие, пресмыкающиеся и некоторые виды насекомых, обитая в естественных условиях в норах и других убежищах, обладают ярко выраженной реакцией положительного стереотропизма. Она, вероятно, связана не только с тангорецепцией, но и с реакциями других органов чувств, что обусловливает стремление прятаться в замкнутых концах прибора, имитирующих логово или нору. Боровский (1936) подробно описывает опыты, показывающие наличие положительного стереотропизма у белых крыс, а в «Инструкциях по борьбе с крысами и мышами» обычно всегда указывается на необходимость раскладывания приманок и расстановки ловушек вдоль стен помещений. Положительный стереотропизм весьма ярко выражен также у змей и ящериц (Черномордиков, 1946).

С целью избежать этого извращения, особенно при изучении близких форм, нами был построен *кольцеобразный градиент-прибор, не имеющий замкнутых концов — убежищ.*

Уже ранее, при изучении реакции животных на свет, мы наряду с линейным (альтернативным) фото-градиент-прибором, применили восьмигранный, близкий к кольцеобразному (Калабухов, 1938 б).

Термоградиент-прибор такой формы в лаборатории кафедры экспериментальной экологии Харьковского государственного университета сделан из дюралюминиевой полосы толщиной 1 *см* в виде восьмигранника 100 *см* в поперечнике с внутренним, восьмигранным же отверстием диаметром 60 *см* (рис. 27). На 4 кронштейнах (рис. 27) высотою 30 *см,* приклепанных один против другого на этом восьмигранном кольце, по его внутреннему и внешнему краю была натянута металлическая сетка, представлявшая собой стенки прибора. Эта сетка по внутреннему периметру укреплена

в точном соответствии с его гранями, в то время как наружная стенка укреплена по окружности, чтобы создать условия полного равенства всех секторов прибора. Сеткой же прибор покрыт и сверху, причем в двух местах в нее вделаны сетчатые же дверки, через которые можно впускать и вынимать животных. Внутренняя стенка прибора закрыта поверх сетки картоном, недоходящим до пола прибора на 0,5 *см*. Это позволяет находящемуся в центре прибора наблюдателю следить за животными, оставаясь для них невидимым. При работе с ночными видами наружные стороны прибора и его верх также накрываются картонным футляром, недоходящим до пола на 0,5 *см*.

Прибор укреплен на стене лаборатории на двух металлических угловых кронштейнах на высоте 120 *см* от пола помещения так, что глаза наблюдателя, сидящего на круглой вращающейся табуретке, приходятся на уровне щели между картонным футляром и полом прибора (см. рис. 27). У стены же, на третьем кронштейне, установлены обогреватель (электроплитка) и реостат для регулирования интенсивности обогрева. К «холодному» концу прибора приклепана снизу алюминиевая пластинка толщиной 0,6 *см*, подстилающая весь пол этого сектора и опускающаяся другим концом под прямым углом в бак с охладительной смесью (лед с водой).

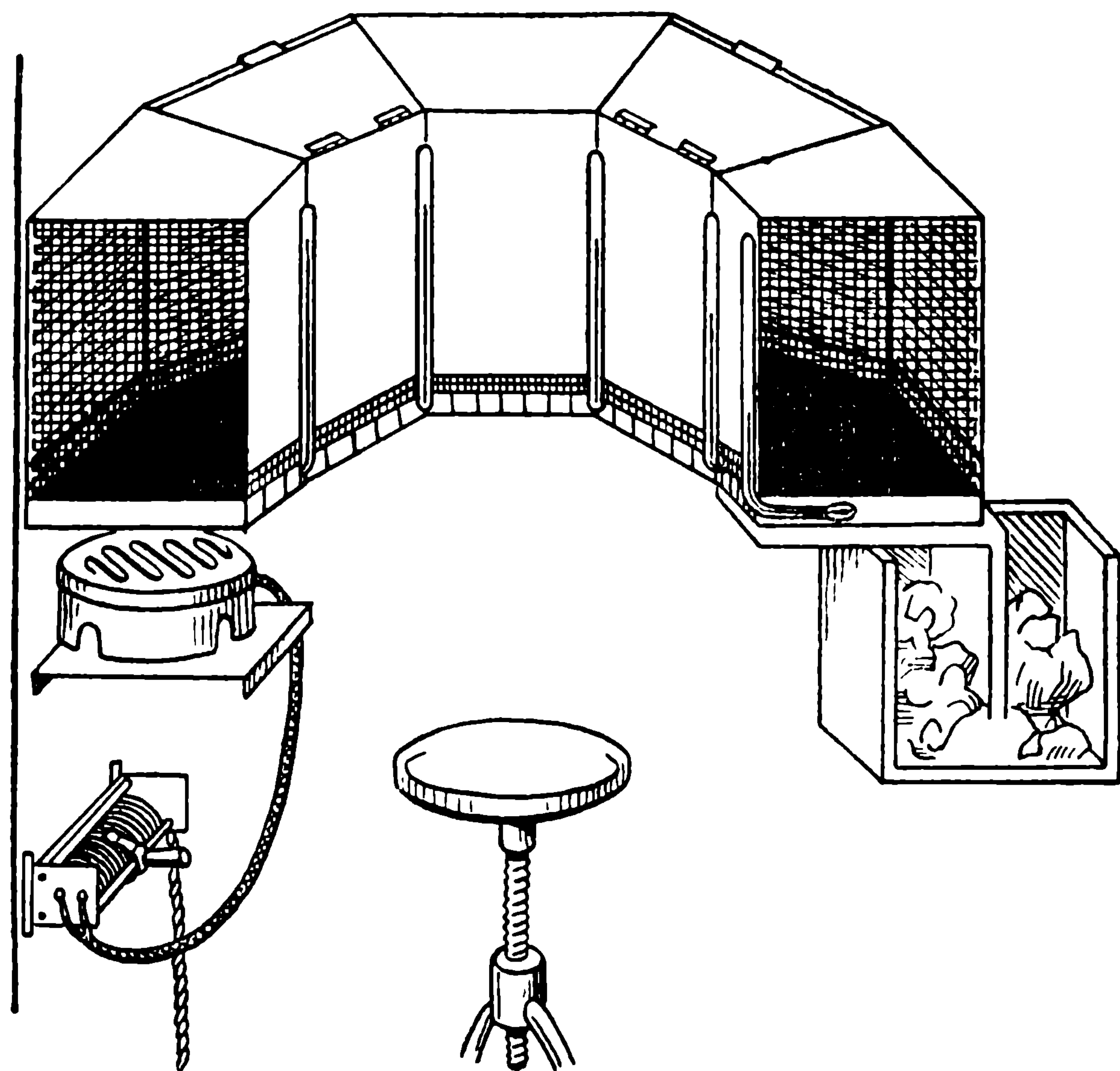


Рис. 27. Кольцеобразный термоградиент-прибор (по Калабухову, 1950).

Для измерения температуры в разных секторах прибора в его пол, в отверстия, высверленные до половины его ширины, введены 10 угловых технических термометров, с концами длиной 7—8 *см*. Они установлены с внутренней стороны прибора и укреплены на его стенке проволочными кольцами. Для более тесного контакта термометров с металлическим полом концы их обернуты листками станиоля. Ниже щели на внутренней стороне прибора укреплена шкала с сантиметровыми делениями, причем деление «0» приходится на середину «холодного» сектора, а на середину «теплого» — «100». Весь внутренний периметр восьмигранника составляет, та-

ким образом, 200 *см*. При обычном градиенте температуры (от +5° до +45°) на 40° приходится 100 *см* шкалы (1/2 периметра) или на 1°— 2,5 *см*. Это позволяет проводить в приборе опыты с мелкими млекопитающими (мыши, суслики, хомяки, ежи, летучие мыши, ласки), пресмыкающимися, земноводными и членистоногими. Для более крупных животных следует соответственно увеличить размеры прибора, чтобы на всю длину их тела приходилось не более 2—3° градиента температуры.

Для создания равенства условий освещения при изучении реакции дневных видов окно в комнате, в которой установлен прибор, лучше всего затемнить светонепроницаемой шторой, а восьмигранник сверху освещать лампой в 100 w, висящей над его центром. При работе с ночными видами, т. е. когда прибор накрыт футляром, можно также пользоваться искусственным освещением, особенно, если опыты проводятся с животными, чувствительными даже к небольшой яркости света (Калабухов, 1938 б).

При исследованиях в этом приборе для каждого экземпляра крупных животных производится не менее 50 отсчетов (через 3 минуты каждый; по 25 отсчетов в два разные дня). Мелкие животные, не образующие аггрегаций (насекомые, пресмыкающиеся), размещаются сразу по 20—50 экз. и после получасовой экспозиции учитывается их распределение в приборе. Перед опытом животные получают в избытке корм и воду. Особенно важно подчеркнуть, что в таких опытах необходимо поддерживать в течение всего периода градиент температуры на постоянном уровне, регулируя нагрев и охлаждение.

Так как имеются данные о влиянии даже сравнительно равномерной температуры воздуха в приборе на показатель «предпочитаемой» температуры, необходимо опыты ставить при относительно постоянной температуре помещения и обязательно ее регистрировать в начале и конце эксперимента.

Методика изучения температурных реакций животных в почве или другом подобном субстрате отличается от описанной выше лишь той особенностью, что на металлической пластине распределяется тонкий слой этого субстрата (почва — для муравьев, мука — для клещей, Родионов, 1937; навоз — для личинок мух, гнездовая труха — для обитателей птичьих гнезд). Учет распределения животных после определенного промежутка времени производится путем разделения порций субстрата с разных участков прибора.

Более сложны условия изучения предпочитаемой температуры у водных животных. Для мелких видов водных животных можно использовать градиент-прибор в виде неглубокого металлического сосуда, нагреваемого с одной стороны и охлаждаемого с другой (Постникова, 1938; Граевский и Заболоцкий, 1939; Европейцева, 1944; Граевский, 1946) (рис. 28), так как при высоте слоя воды не более 1 — 2 *см*, движение жидкости из одного конца прибора в другой незначительно, и поэтому различные участки слоя воды имеют температуру приблизительно ту же, что и металличе-

ское дно прибора. Тем не менее, необходимо непосредственно измерять температуру воды, устанавливая термометры вдоль всего сосуда (см. рис. 28). Еще более сложно установление предпочитаемой температуры для относительно крупных водных животных (на-

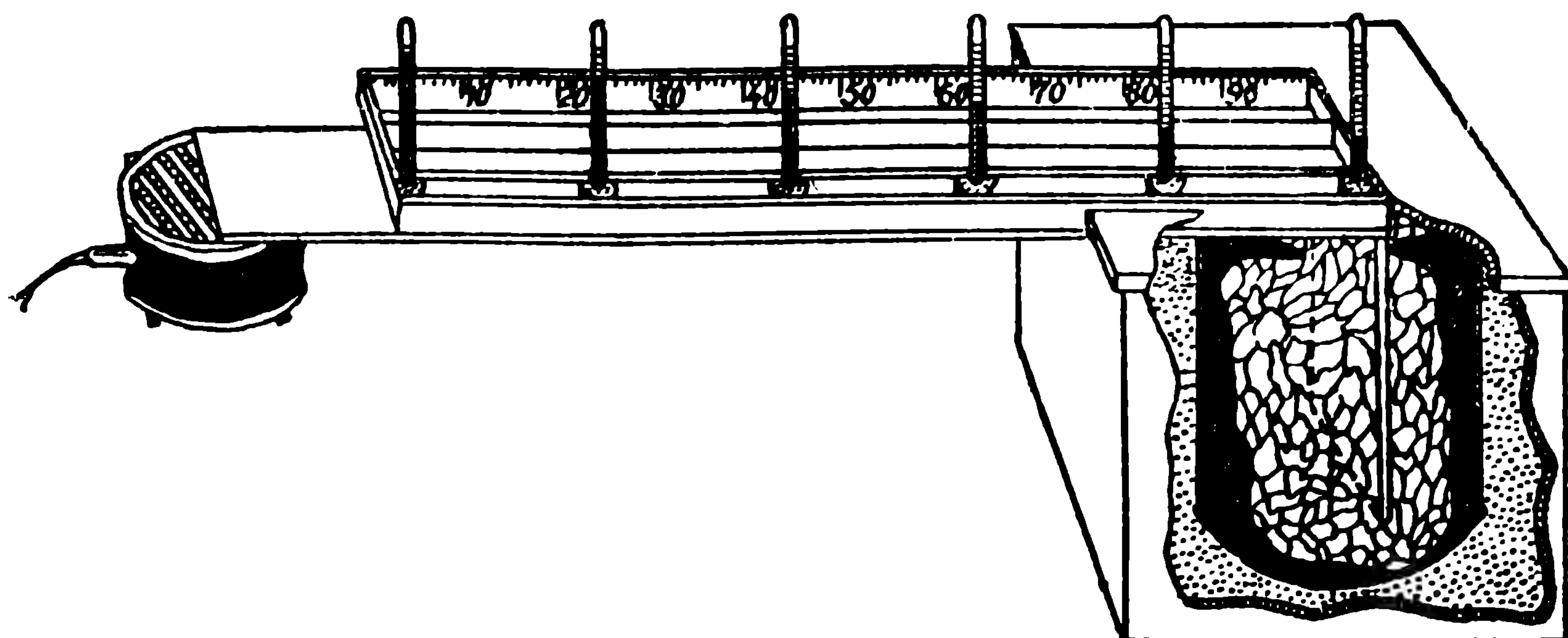


Рис. 28. Термоградиент-прибор для мелких водных животных (по Граевскому и Заболоцкому, 1939).

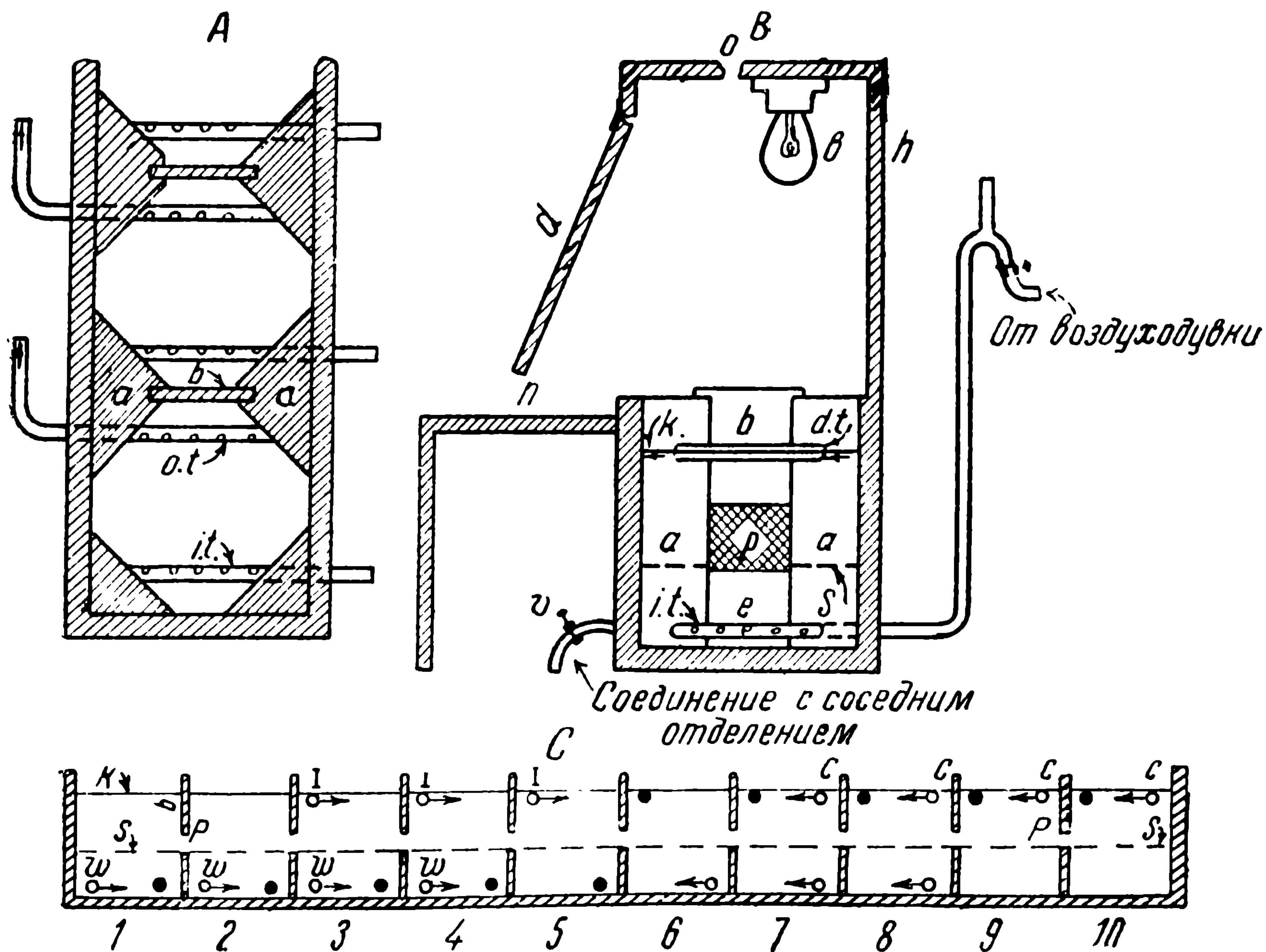


Рис. 29. Термоградиент-прибор для рыб (по Дудорову, 1938). *А* — вид части прибора сверху (отделения 9 и 10); *Б* — разрез через прибор сбоку; *С* — разрез через прибор спереди.

пример, рыб). Для этой цели необходимо пользоваться прибором, состоящим из нескольких секторов, в каждый из которых поступает вода определенной температуры (рис. 29). При этом в приборе, состоящем из 10 секторов (общая длина 2 *м*, ширина 20 *см*

и глубина 22 *см*), авторы создавали градиент около 18°, т. е. около 2° между смежными секторами.

Сходная конструкция воздушного градиента-прибора применялась К. П. Мальчевской в лаборатории экологии Биологического института ЛГУ для птиц (цыплята разных пород). На рис. 30 изображена схема этого прибора, состоящего из 6 камер, каждая из которых обогревалась до нужной температуры расположен-

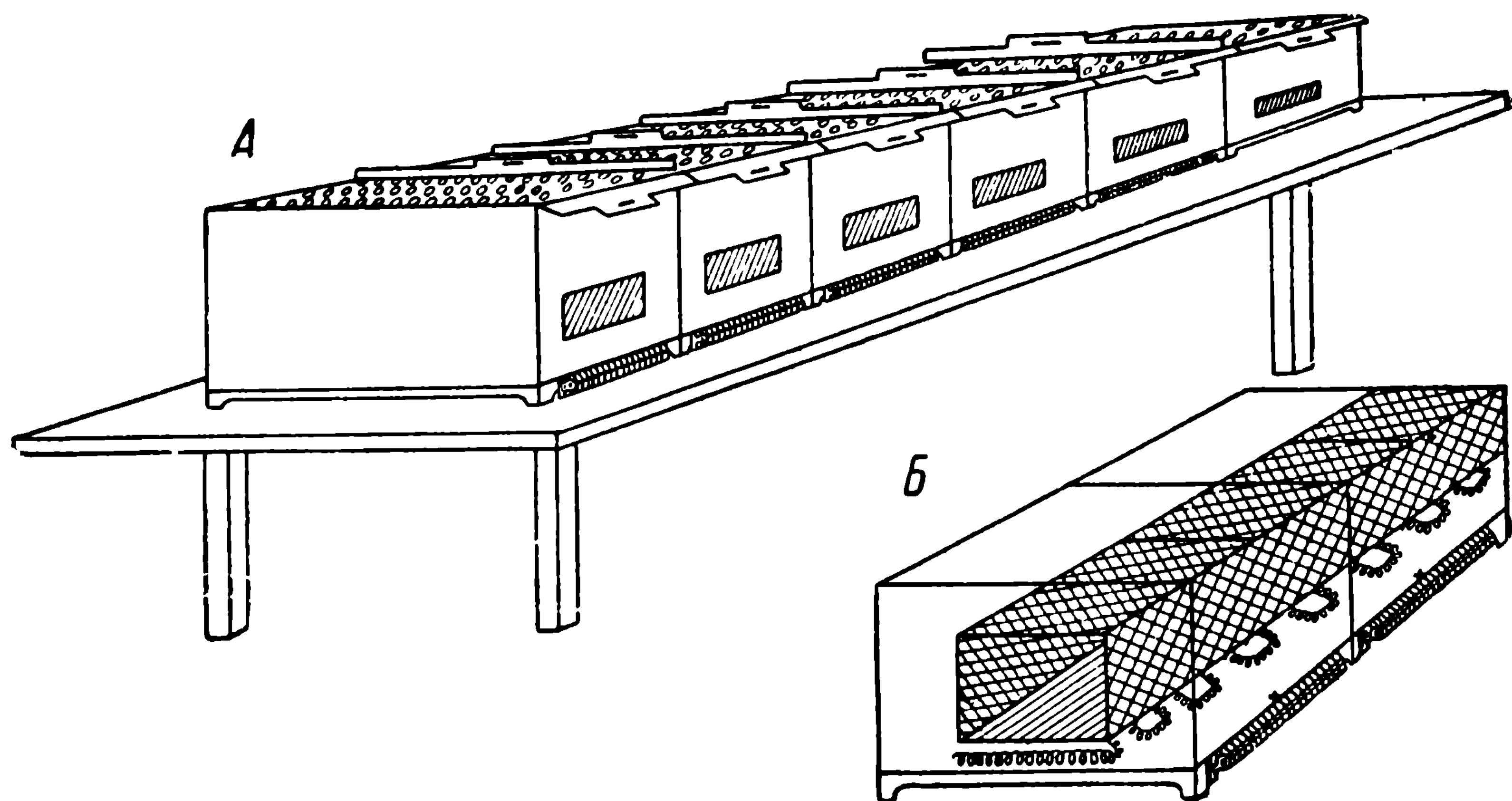


Рис. 30. Воздушный термоградиент-прибор для наземных позвоночных конструкций П. Мальчевского. *А* — общий вид. *В* — внутренние камеры.

ными на их дне спиралями. Нагрев регулировался размером и диаметром спиралей и реостатами, укрепленными снаружи прибора. Между секторами прибора были установлены выдвижные дверки, в зависимости от степени подъема которых могла изменяться соответственно размеру птиц высота образующегося сплошного коридора. Отток воздуха (вентиляция) из прибора регулировался посредством сделанных в крышках камер отверстий, которые могли задвигаться полностью, частично или оставаться открытыми. Внутри камер были установлены вторые камеры из сетки, соединявшиеся через отверстия в перегородках в смежный коридор, по которому и двигались птицы, избегая соприкосновения с нагретыми спиралями *.

Так как хорошо известно, что животные реагируют и на градиент освещения (Рубцов, 1935; Калабухов, 1938), одним из основных условий проведения исследований в термоградиент-приборах является сохранение одинаковых условий освещения во всех его секторах. Последнее создается полным его затемнением (Калабухов, 1939, 1941, 1943) или равномерным освещением всех секто-

* Конструкция этого оригинального прибора была продумана и безукоризненно выполнена безвременно погибшим в борьбе с фашистскими захватчиками аспирантом Ленинградского государственного университета П. А. Мальчевским.

ров путем применения стекла для стенок и крыши прибора (Граевский и Заболоцкий 1939) или освещения каждого сектора электрическими лампами равной яркости (Мальчевская).

Установление предпочитаемой животными температуры в термоградиент-приборах резко отличается от других способов изучения влияния этого условия среды на организм, так как в этом случае животным предоставляется возможность выбора тех или иных температурных условий. В остальных случаях влияние температуры на животных изучается путем их содержания в течение определенного времени при постоянной температуре. Так, в частности, устанавливают влияние температуры на поведение и состояние животного. Эти исследования сопровождаются обычно установлением зоны впадения в оцепенение при охлаждении и перегреве. Для исследований подобного рода необходимо одновременно с измерением температуры среды измерять и температуру тела животных способами, уже изложенными выше (стр. 53—55).

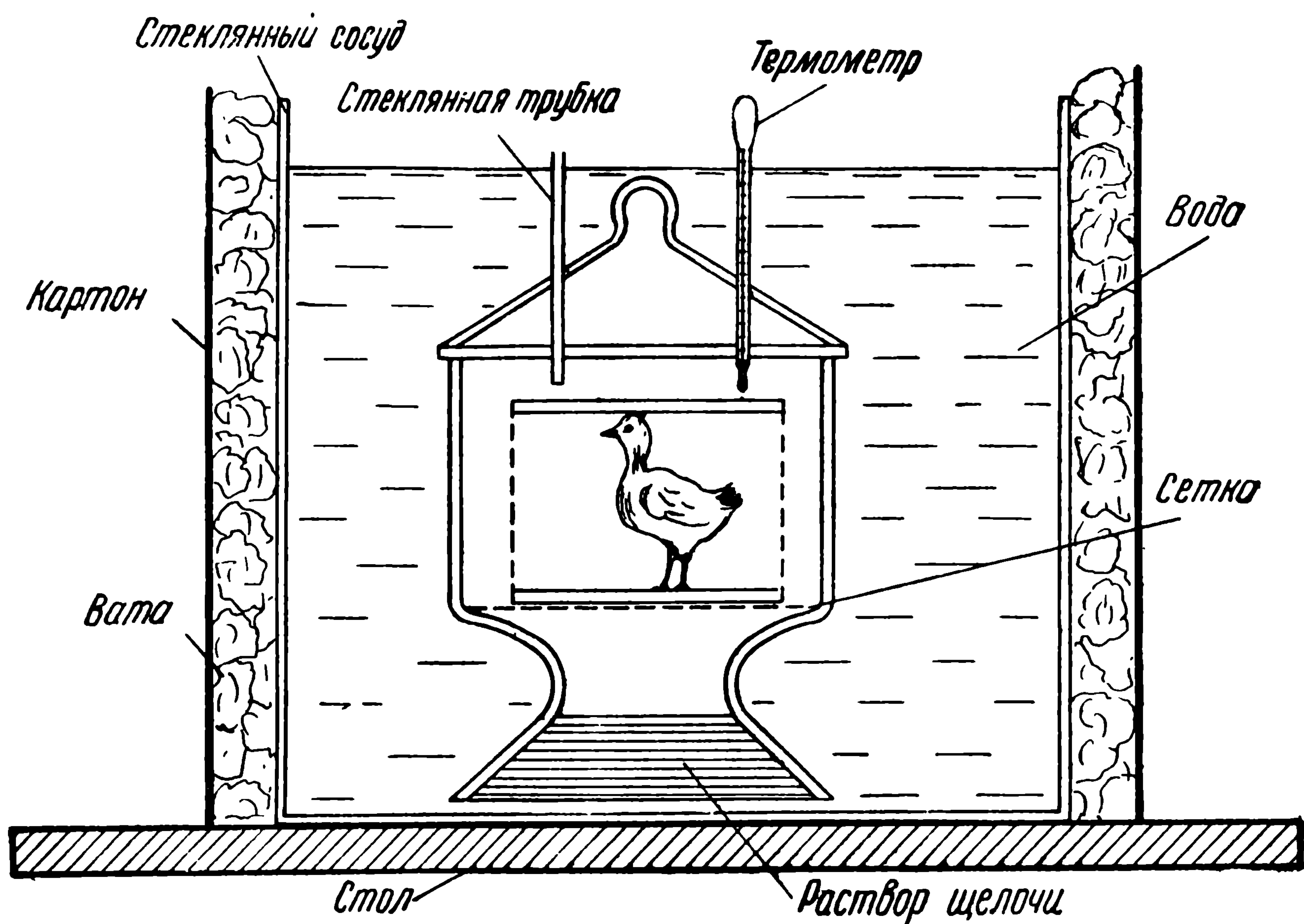


Рис. 31. Водяная баня — термостат.

При отсутствии термостатов определение верхнего и нижнего температурного предела активности и установление зависимости температуры тела от температуры среды возможно проводить, применяя водяные бани, в которых путем добавления снега (или льда) или горячей воды температура меняется в нужном направлении.

Водяные бани могут быть приготовлены из аквариумов, больших стеклянных банок, металлических кастрюль или ведер. Для лучшего регулирования изменений температуры следует хорошо изолировать стеклянные или металлические стенки водяных бань

слоем ваты, окружив их снаружи картоном (рис. 31). Такая изоляция особенно необходима при резкой разнице температуры водяной бани и воздуха.

Криостаты являются другой модификацией таких водяных бань с той разницей, что они наполняются солевыми растворами определенной концентрации, которые при замораживании поддерживают постоянную температуру ниже 0° (табл. 15 и рис. 32).

Таблица 15

Температура криогидратов разных солей (по Кожанчикову, 1937)

№ п/п.	Криогидраты	Эвтектический пункт (t° C)	Концентрация в % по весу
1	Двухромокислый калий [$K_2Cr_2O_7$]	— 0,7	5,3
2	Сернокислый калий [K_2SO_4]	— 1,55	7,0
3	Сернокислый натрий [Na_2SO_4]	— 1,2	насыщенный
4	Сернокислое железо [$FeSO_4$]	— 2,1	»
5	Азотнокислый калий [KNO_3]	— 2,9	12,2
6	Сернокислый магний [$MgSO_4$]	— 3,9	23,5
7	Азотнокислый стронций [$Sr(NO_3)_2$]	— 5,75	32,4
8	Сернокислый цинк [$ZnSO_4$]	— 6,55	насыщенный
9	Хлористы барий [$BaCl_2$]	— 7,8	29,0
10	Хлористый калий [KCl]	—11,1	24,6
11	Азотнокислый аммоний [NH_4NO_3]	—17,35	70,0
12	Азотнокислый натрий [$NaNO_3$]	—18,5	насыщенный
13	Хлористый натрий [$NaCl$]	—21,2	20,9
14	Азотнокислая медь [$Cu(NO_3)_2$]	—24,0	36,0
15	Бромистый натрий [$NaBr$]	—28,0	40,3
16	Хлористый магний [$MgCl_2$]	—33,6	21,6
17	Углекислый калий [K_2CO_3]	—36,5	39,5
18	Хлористая медь [$CuCl_2$]	—40,0	36,0
19	Хлористый кальций [$CaCl_2$]	—55,0	29,8

В водяных банях и криостатах животных содержат в специальных камерах, размеры которых определяются величиной данного вида. Эти камеры должны быть снабжены газопроводной трубкой, через которую периодически откачивают насосом Комовского или отсасывают ртом воздух с избытком углекислоты (рис. 31), или иметь на дне решетку (металлическую сетку), под которой помещаются для поглощения выдыхаемой животными углекислоты растворы щелочей (KOH или $NaOH$) или натронная известь ($Na_2O + CaO$).

Ни в коем случае не следует погружать животных прямо в воду (как это делают некоторые экспериментаторы), ибо смачивание шерсти у млекопитающих и перьев птиц нарушает их физическую терморегуляцию. Кроме того, при столь примитивной постановке опытов голову животных приходится держать *над поверх-*

ностью воды, что совершенно изменяет условия температуры для головного мозга и органов чувств.

В опытах быстрого или медленного изменения температуры среды показателями реакции животных могут быть не только поведение, но и ряд основных физиологических показателей, в частности темп дыхания, частота пульса и сердцебиения и интенсивность потребления кислорода и выделения углекислоты. Такие морфо-физиологические показатели, как вес и температура тела, длина его отдельных частей (например, конечностей), структура и окраска покровов (кожи, чешуи, шерсти, перьев и пуха), также

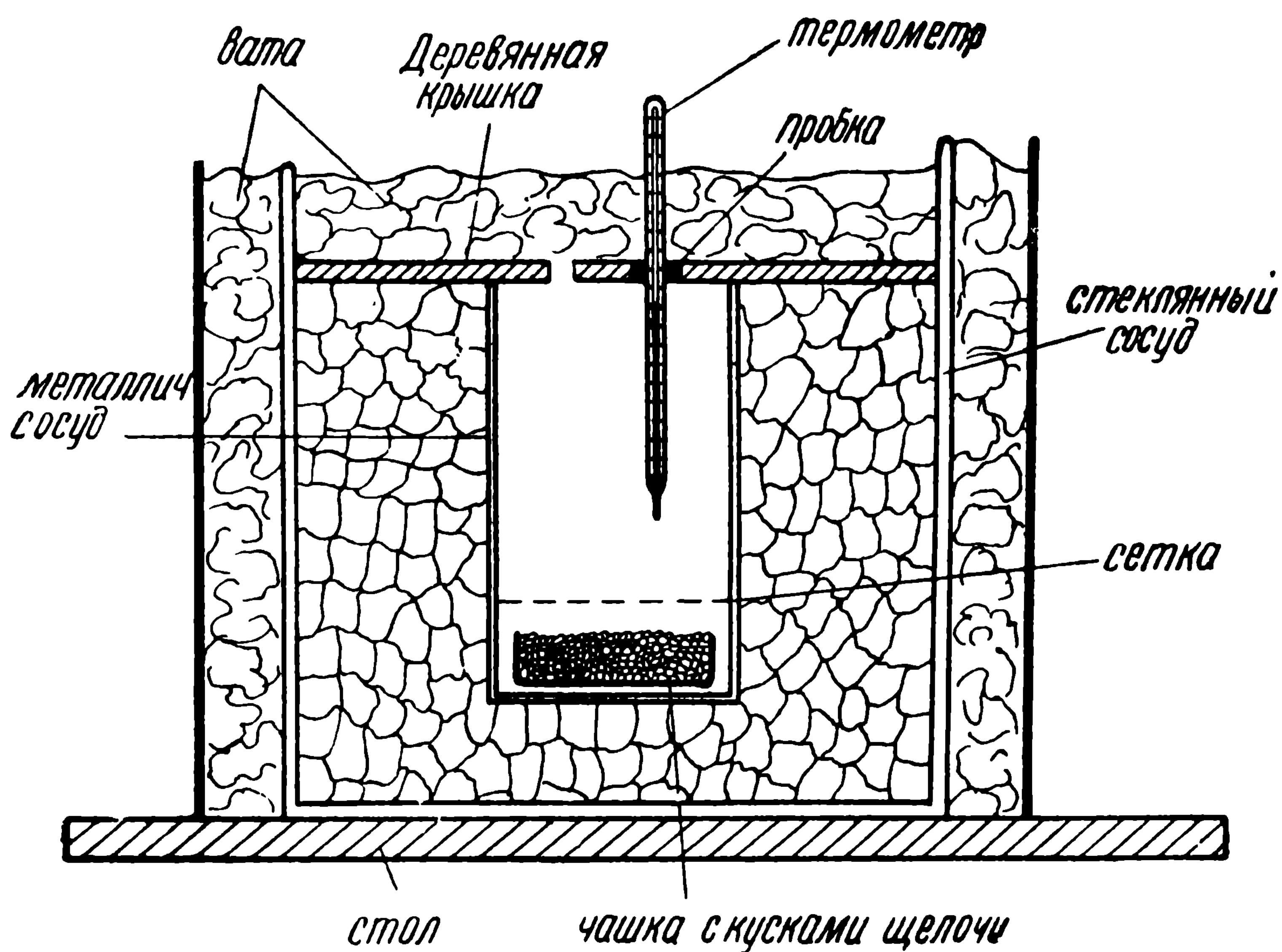


Рис. 32. Криостат.

широко используются при изучении влияния температуры на животных. Из показателей поведения, кроме определения температурных границ активности, связанных с оцепенением от холода и перегревом, наиболее совершенным следует считать точный учет величины и распределения активности животных в течение 24 часов. Так как этот показатель изменяется и при воздействии на животных других условий среды, описание методики изучения суточной активности мы выделяем в специальный раздел (стр. 135—148).

Нужно лишь подчеркнуть, что для опытов изучения влияния температуры на суточную активность животных, которые следует проводить с каждой из особей данного вида не менее чем в течение 3—5 суток, необходимы большие термостаты с хорошей вентиляцией или комнаты с постоянным температурным режимом.

Из эколого-физиологических показателей важно изучать частоту дыхания при разной температуре (Калабухов, 1944; Калабухов,

Афонская и Пономарев, 1949). Подсчет числа дыханий у мелких животных удобнее всего производить в герметически закрывающихся камерах с жидкостным манометром, подобных применяющимся при изучении газообмена (рис. 33). В этих камерах ограниченный объем воздуха приводит при вдохах и выдохах животных к изменению давления по сравнению с атмосферным. Движение мениска манометра вниз при вдохе и вверх при выдохе позволяет легко подсчитать число дыханий в минуту. Разумеется, в камере должны быть поглотители углекислоты (растворы щелочей или натронная известь) и обеспечен периодический приток воздуха или кислорода (в интервалах, когда не производятся отсчеты частоты дыхания) для выравнивания давления внутри камеры с атмосферным.

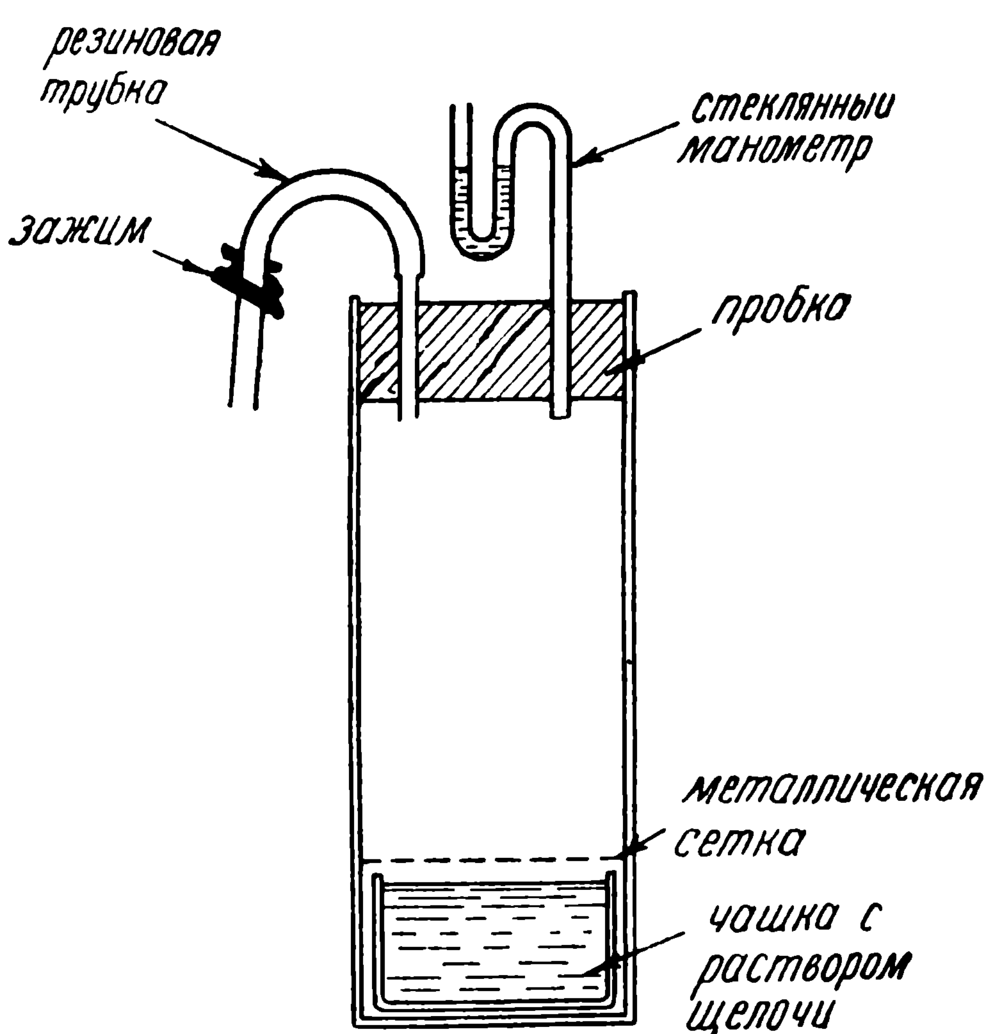


Рис. 33. Камера для подсчета дыханий у мелких животных (ориг.).

У млекопитающих подсчет числа дыханий легко производить визуальным путем. Движения грудной клетки у этих животных, когда они лежат или стоят спокойно, так хорошо выражены, что наблюдение можно вести даже на значительном расстоянии: в условиях выпаса или содержания в зимних помещениях домашних видов, в вольерах или загонах зоопарков (Калабухов, Афонская и Пономарев, 1949).

У пресмыкающихся и земноводных, кроме дыхательных движений грудной клетки и брюшной полости, хорошо заметны движения глотки (Элиссон, 1930). Этот показатель может быть использован и у птиц, тем более, что из-за структуры грудины и вследствие наличия воздушных мешков у них не происходит заметных движений грудной клетки.

Для отсчета удобнее всего пользоваться секундомером, а при его отсутствии обычными часами с секундной стрелкой или даже песочными (на 1, 2 или 3 мин.).

В первом случае засекается время после подсчета определенного числа дыханий, например, 10 для крупных или 25 дыханий для мелких видов животных. В табл. 16 приведены данные перевода числа дыханий, подсчитанных в течение определенного числа секунд, в показатель на 1 минуту. Отсчеты по обычным или песочным часам необходимо проводить двум наблюдателям: один следит за животным или за мениском камеры, второй отсчитывает время.

Таблица 16

Перевод показателя определенного числа дыханий при подсчете (посредством секундомера) в число дыханий в 1 минуту

Например: 10 дыханий

Число секунд	Число дыханий в 1 мин.	Число секунд	Число дыханий в 1 мин.	Число секунд	Число дыханий в 1 мин.	Число секунд	Число дыханий в 1 мин.	Число секунд	Число дыханий в 1 мин.
10	60	21	29	31	19,5	41	14,8	51	11,8
11	54	22	28	32	19	42	14,6	52	11,6
12	50	23	26	33	18,5	43	14,3	53	11,4
13	46	24	25	34	18	44	14	54	11,2
14	43	25	24	35	17,5	45	13,7	55	11
15	40	26	23	36	17	46	13,3	56	10,8
16	37	27	23	37	16,5	47	13	57	10,6
17	35	28	22	38	16	48	12,6	58	10,4
18	33	29	21	39	15,5	49	12,3	59	10,2
19	31	30	20	40	15	50	12	60	10
20	30							и т. д.	

Частота сердцебиений или пульса определяется у животных путем применения фонендоскопов с длинными резиновыми трубками или электрокардиографов. Только последним способом возможно изучать сердцебиение у мелких животных (Кожанчиков, 1930) или у находящихся в оцепенении при низкой температуре (суслики, летучие мыши — Калабухов, 1936). Наконец, важными показателями изменения состояния животных в разных температурных условиях является интенсивность потребления кислорода и выделения углекислоты.

Хотя в руководствах по физиологии описано много приборов, применяемых для исследований по газообмену, в большинстве случаев респирационные камеры такого типа крайне сложны по своей конструкции и не могут быть применены в экспедиционных условиях (Томмэ, 1949).

Мы даем поэтому описание двух легко изготовляемых респирационных камер, которые могут быть использованы как в лабораторных, так и в экспедиционных условиях. При помощи этих камер можно точно определять величину потребления кислорода у животных небольшой величины (не крупнее кролика или кошки) и изучать влияние температуры на потребление кислорода, т. е. интенсивность обмена веществ и теплообразования у различных мелких видов, и в частности в состоянии оцепенения (спячки или диапаузы).

Первый тип камер для относительно крупных видов был применен впервые Калабуховым (1940) и позднее Дмитренко (1948), Калабуховым, Ладыгиной и Майзелис (1951) при изучении интенсивности потребления кислорода грызунами.

Для ее изготовления необходимы следующие предметы, имеющиеся в любой биологической или химической лаборатории:

1) эксикатор стеклянный (для мелких видов — емкостью 1,5 — 2 *л*, для крупных — 3—5 *л*);

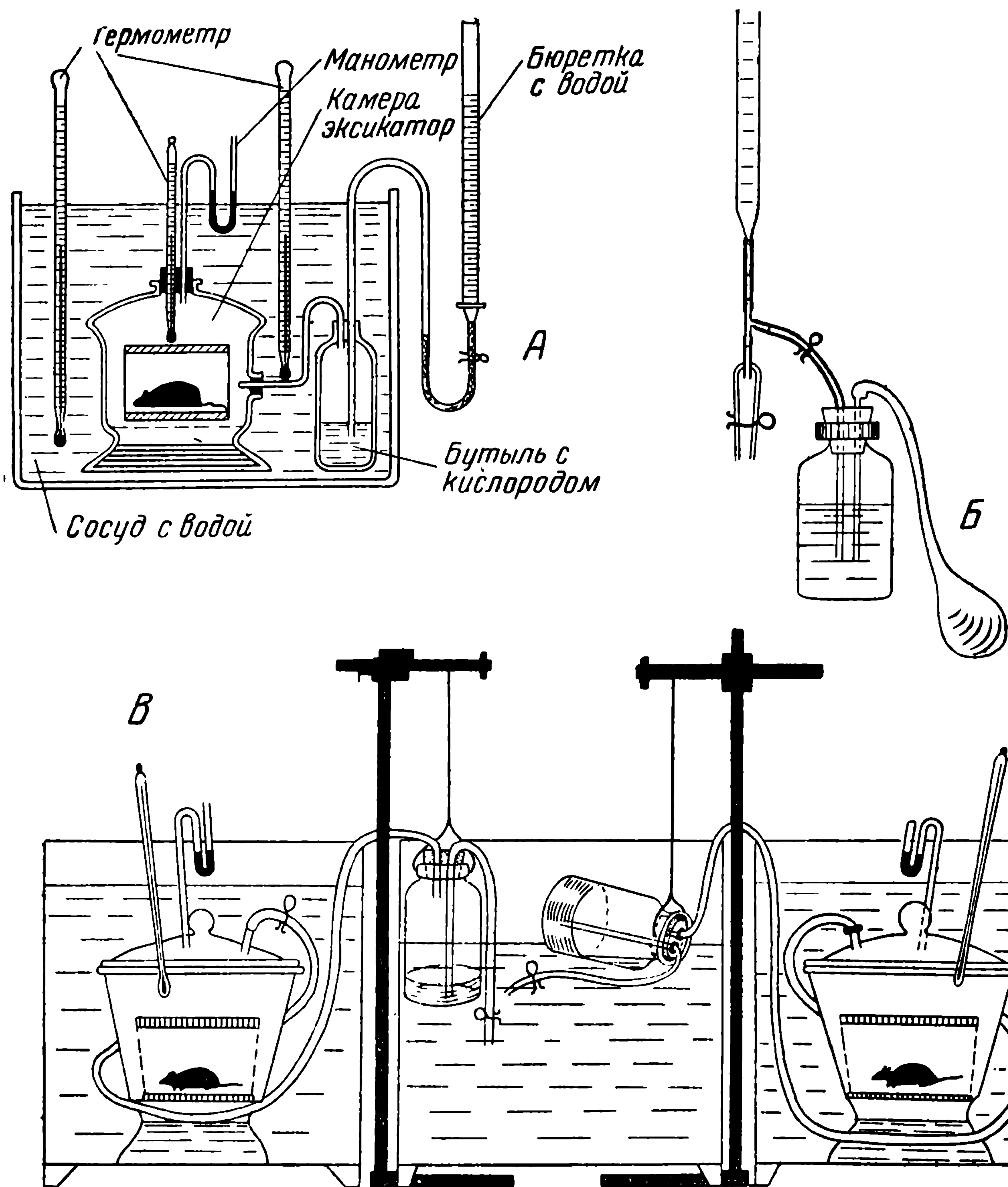


Рис. 34. Респирационная камера для измерения интенсивности потребления кислорода при разной температуре у мелких животных (по Калабухову, 1940). *А* — Общий вид камеры. *Б* — Схема наполнения бюретки водой снизу. *В* — Схема соединения камеры и кислородного баллона в установке без бюретки (ориг.).

2) груз для укрепления эксикатора и кислородного баллона (бутыли) на дне водяной бани (кусок свинца, дробь и т. п.);

3) водяная баня — стеклянная банка, кастрюля или ведро по объему в 3—4 раза больше эксикатора, она должна быть такой

высоты, чтобы вода покрывала крышку эксикатора не менее чем на 7—10 *см*;

4) бюретка на 50 или 100 *см*³ со штативом к ней;

5) бутыль или банка для кислорода емкостью 0,4—1 *л*. Для этой цели удобно использовать широкогорлые бутылки (молочные);

6) резиновая подушка для кислорода;

7) резиновые гибкие трубки внутреннего диаметра 4—7 *мм*;

8) стеклянные трубки того же сечения из легкоплавкого стекла;

9) два химических термометра (от 0° до +50°).

Плотно закрытый крышкой (смазанной вазелином или солидолом) эксикатор погружается в воду. В течение 10—15 минут трубка, идущая от камеры, остается открытой и соединяет камеру с наружным воздухом. Когда же температура камеры достигнет нужного уровня, трубку соединяют с кислородным баллоном и начинают опыт. Доливая воду из бюретки в кислородный баллон и вытесняя оттуда O_2 в камеру, следя, одновременно, за мениском манометра, давление в камере поддерживают постоянным. Отсчет количества воды, выпущенной из бюретки, делают через 15 минут, опыт длится один час, т. е. составляет 4 отсчета.

Заполнение бюреток водою производится или доливанием воды через их верхний конец, или резиновой грушей (рис. 34).

Подача воды в кислородный баллон может быть произведена и без бюреток, путем устройства «сифона» — соединения эксикатора через кислородный баллон с водой в водяной бане (см. рис. 34). При погружении кислородного баллона в воду после заполнения водою трубки поступающая в него вода вытесняет кислород в эксикатор с животным. Емкость баллона измеряется бюреткой, и производится расчет потребления O_2 в 1 час. Для поглощения CO_2 на дно эксикатора перед опытом наливается десятипроцентный раствор КОН.

Для мелких животных используются микрореспирометры, простейшим из которых является примененный В. Г. Шахбазовым на кафедре экспериментальной экологии ХГУ прибор из пробирки с пробкой, имеющей одно отверстие для трубки, через которую поступают свежие порции воздуха во время опыта. На дно пробирки наливается раствор щелочи, а животное помещается в особой сетке, подвешенной к пробке. К «воздушной» трубке присоединяется пастеровская пипетка, позволяющая измерять уменьшение объема воздуха в пробирке по мере потребления кислорода животным (рис. 35 А).

От применявшихся ранее приборов (Кожанчиков, 1937) эти респирометры отличаются тем, что не имеют манометров с вертикальным столбом жидкости, что исключает необходимость поправок на его давление.

Более сложен прибор, изображенный на рис. 35 Б. Он состоит из тонкостенного стеклянного сосуда высотой от 80 до 150 *мм* и диаметром от 25 до 40 *мм* с пришлифованной пробкой и небольшим сужением на уровне одной трети общей высоты. Сужение удержи-

вает на нужном уровне стеклянную сеточку, на которую помещается объект. Сосуд и стеклянная пробка имеют стерженьки для резиновых колец, оттягивающих шлиф. Пробка переходит в стеклянную трубку, согнутую под углом 90° и соединенную через резиновый патрубок со стеклянной пипеткой объемом в 1 *см*³ с делениями до 0,01 *см*³.

На дно стеклянного сосуда наливается определенное количество поглотителя углекислоты (10% раствор KOH), на стеклянную сеточку помещается объект, затем шлиф, слегка смазанный вазе-

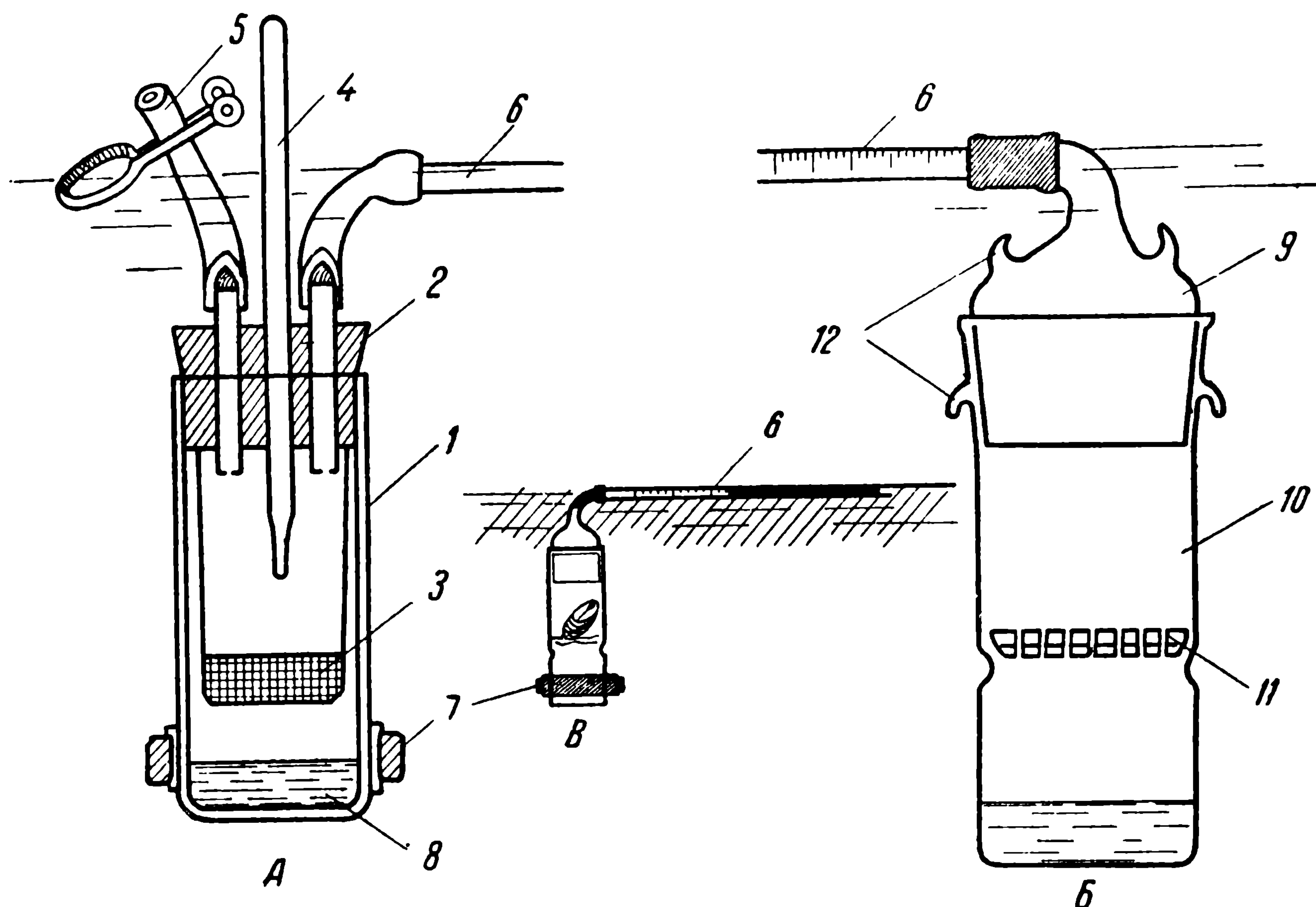


Рис. 35. Микрореспирометры (ориг.). *А* — Простая модель из пробирки с резиновой пробкой. *Б* — Модель со стеклянной крышкой. *В* — Общий вид прибора в водяной бане.

лином, плотно закрывается, стягивается резиновыми кольцами, и в резиновый патрубок на пробке вставляется пипетка с делениями. В таком состоянии прибор погружается в водяную баню так, чтобы пипетка была установлена на специальном штативе под самой поверхностью воды параллельно ее уровню.

Отсчеты ведутся по передвижению мениска воды, поступающей из бани в горизонтальную пипетку, причем деления в пипетке, замещенные водой, свидетельствуют о поглощении объектом равного количества кислорода, так как CO_2, выделяемое объектом, поглощается щелочью.

Для регистрации движения мениска, вызванного изменением объема газа в приборе в связи с изменением температуры воды в бане, и для внесения соответствующих поправок в показания рядом с опытным прибором должен находиться контрольный прибор

равного объема, с поглотителем, но без объекта. Вода в бане должна постоянно перемешиваться.

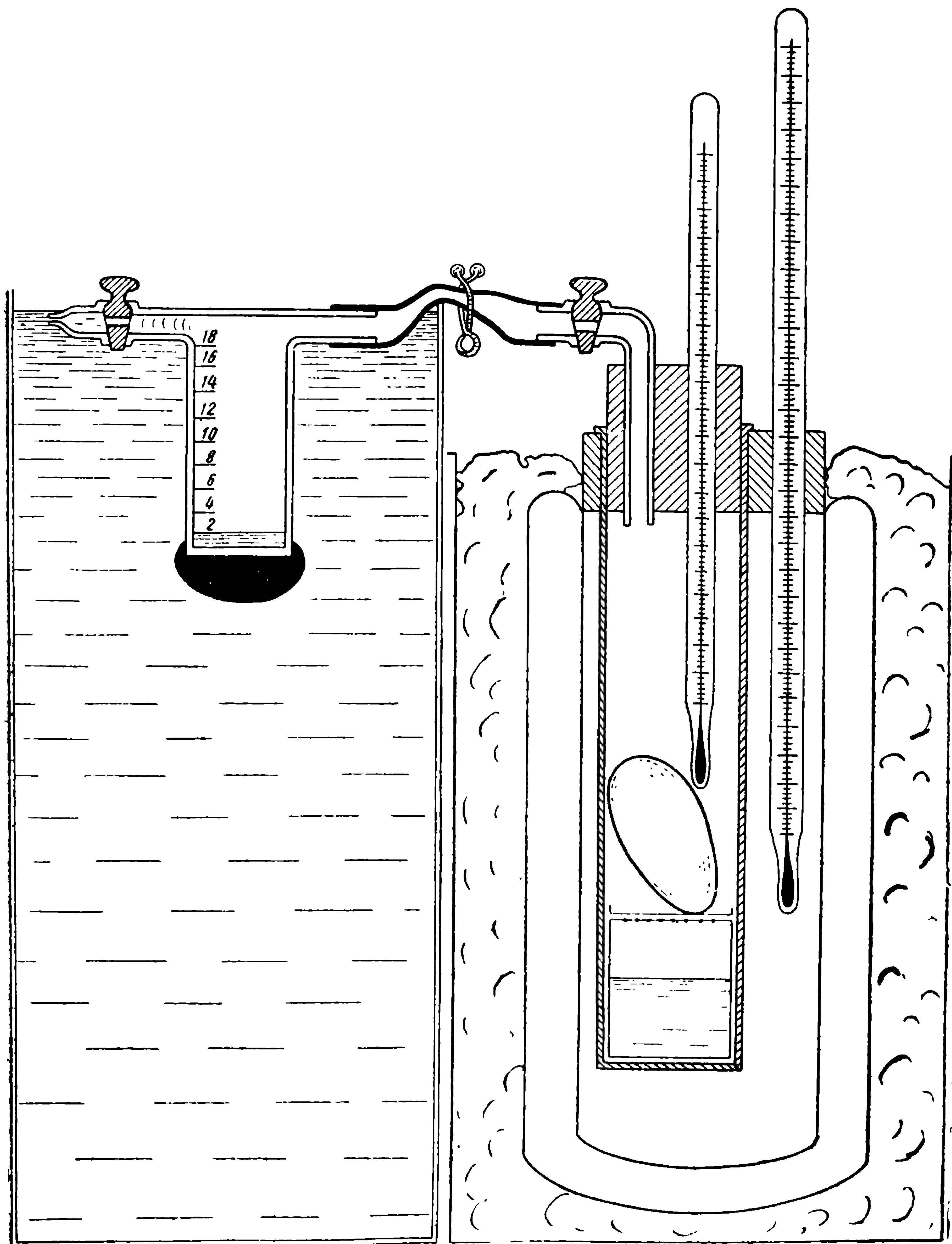


Рис. 36. Микроблока-лориметр (ориг.).

Недостатками простой модели «А» являются: 1) непостоянный объем прибора, так как пробка может погружаться на разную глубину; 2) большая тепловая инерция массивной резиновой проб-

ки; 3) наличие металлической сеточки для объекта (металл может окисляться в приборе).

При применении респирометров всех типов для приведения полученных данных по потреблению кислорода к 0° и 760 *мм* необходимо регистрировать атмосферное давление в начале и в конце опыта по ртутному барометру или анероиду. Таблицы для расчетов поправок на давление и температуру даны в приложениях (II, III, IV).

Определение интенсивности потребления кислорода можно сочетать с одновременным измерением отдачи тепла животными.

Такого типа прибор (рис. 36) конструируется из микробиокалориметра и такого же, как и у вышеописанных микрореспирометров, приспособления для снабжения животного кислородом и измерения величины его потребления.

Устройство микробиокалориметра ясно из приведенного рисунка доцента М. А. Бескровного, сконструировавшего этот прибор.

Кроме изучения реакций животных в градиент-приборах, где они могут выбирать любую температурную зону, и выяснения последствий влияния на них разной температуры в термостатах, криостатах, водяных банях, респирационных камерах и тому подобных установках, *в которых движения объекта не ограничены,* в некоторых случаях приходится проводить эксперименты с животными, неподвижно фиксированными на время опыта. Такого рода приемом пользуются, прежде всего, для изучения температурных пределов жизни разных видов, а также при выяснении способности к терморегуляции в более узкой зоне температуры. Необходимость неподвижной фиксации объекта связана с тем, что требуется непрерывно измерять температуру его тела (любым из выше описанных способов, стр. 53—55). П. И. Бахметьев (1898) впервые применил методику фиксации термоэлементов в теле животных при изучении влияния на них низкой температуры. На рис. 37 приведены схемы установок для измерения температуры тела при замораживании у бабочек и летучих мышей. Как уже отмечалось ранее, более правильный способ определения температуры у насекомых не прокалывание покрова, а использование контактной термопары (см. рис. 20). Обычно наземных позвоночных в этих опытах фиксируют на операционном столике, привязывая за лапы веревками или шнурками, или заключают в сетчатый футляр — трубку ограниченного размера. Измерение температуры ведется в клоаке или пищеводе и желудке — у земноводных и пресмыкающихся, в желудке — у птиц и в прямой кишке или во рту — у млекопитающих. В этих «острых» опытах особенно важно непрерывно учитывать не только изменения температуры тела, но и такие эколого-физиологические показатели, как темпы дыхания и сердцебиения, а так же и поведение животных. Необходимо одновременно следить за реакциями органов чувств (например, мигательная перепонка глаза у птиц — Рюмин, 1939). В опытах такого рода были установлены предельные верхние и нижние температуры для различных форм наземных позвоночных: земноводных и прес-

мыкающихся (Сергеев, 1938; Рюмин, 1939), птиц (Болдуин и Кенди, 1932; Рюмин, 1939; Рольник, 1944) и млекопитающих (Рюмин, 1939).

Эти же эксперименты, проводимые при температуре, лежащей в более узких пределах, могут выяснить способность того или иного вида противостоять охлаждению или перегреву. Для этой цели удобнее пользоваться одной постоянной низкой и другой — высокой температурой (например, 0° и +40°) и, выдерживая фиксированных животных при этих условиях в течение часа, измерять у них температуру тела в начале и в конце опыта.

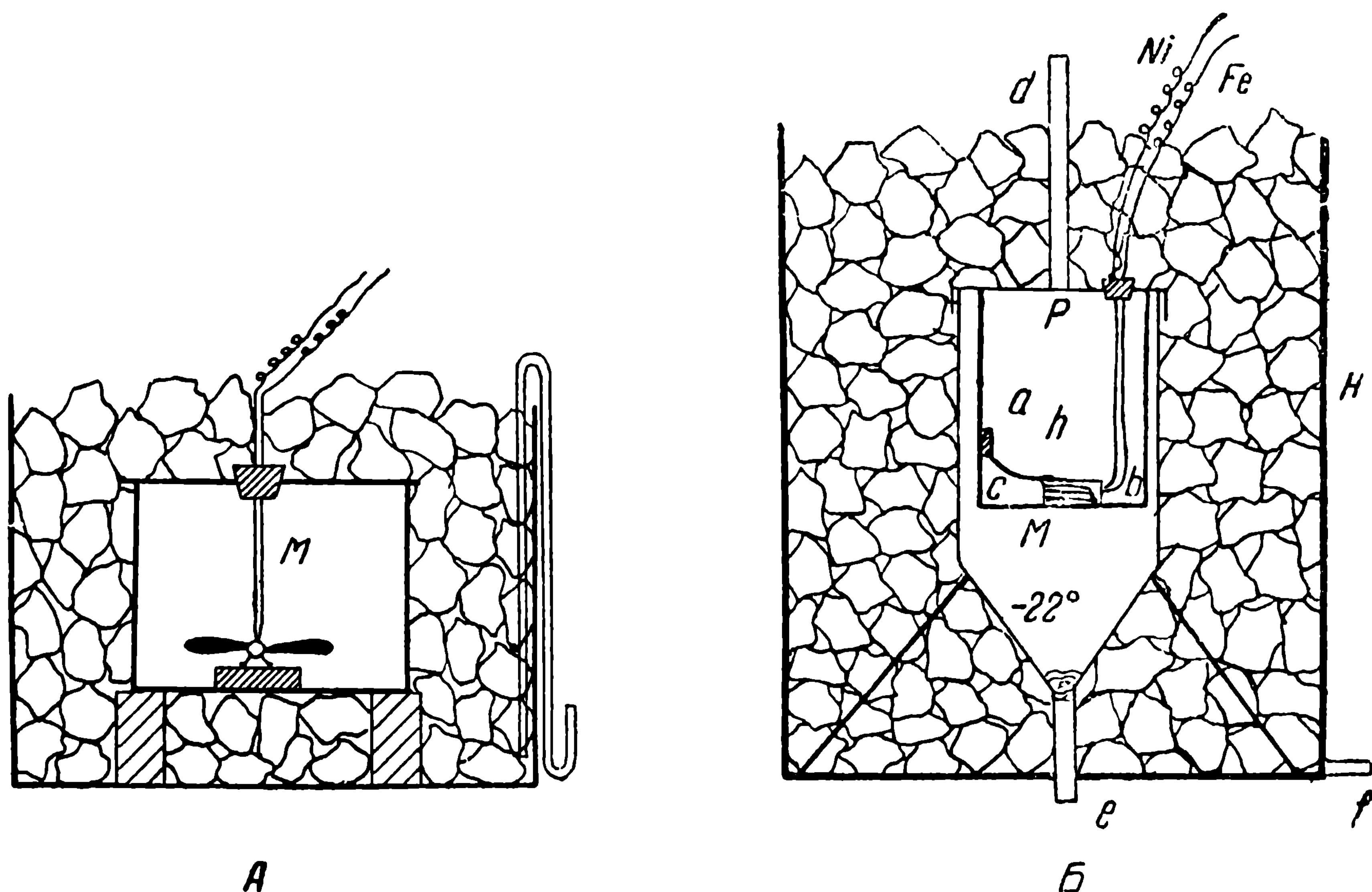


Рис. 37. Фиксирование животных при измерении температуры в опытах П. И. Бахметьева (1912). *А* — бабочка, *Б* — летучая мышь, *М* — камера охлаждения, *С* — зажим для коробочки (*h*) с мышью, *b* — термопара, *р* — крышка, *d* — ручка крышки, *Н* — оболочка криостата, *е*, *f* — водоотливные трубки.

Очевидно, что виды, стойкие к охлаждению или к перегреву, могут и не дать реакции за столь короткое время. Поэтому опыты с ними следует вести более продолжительный срок. Так, в опытах с красными лисами (*Vulpes vulpes*) и корсаками (*V. corsac*) (Калабухов, 1946) выяснилось, что первый вид понижает температуру тела только на вторые сутки.

Видимо, животные, исследованные в «острых» опытах, уже не могут служить объектом для дальнейших экспериментов, даже если они выживут после воздействия охлаждения или перегрева.

3. Действие света на жизнедеятельность животных

Переходя к изложению данных о влиянии света на животных, необходимо вспомнить некоторые основные свойства видимого све-

та, ультрафиолетовых и инфракрасных лучей, так как все они играют важную роль в жизни наземных позвоночных. Основным свойством, характеризующим тот или иной род лучистой энергии,

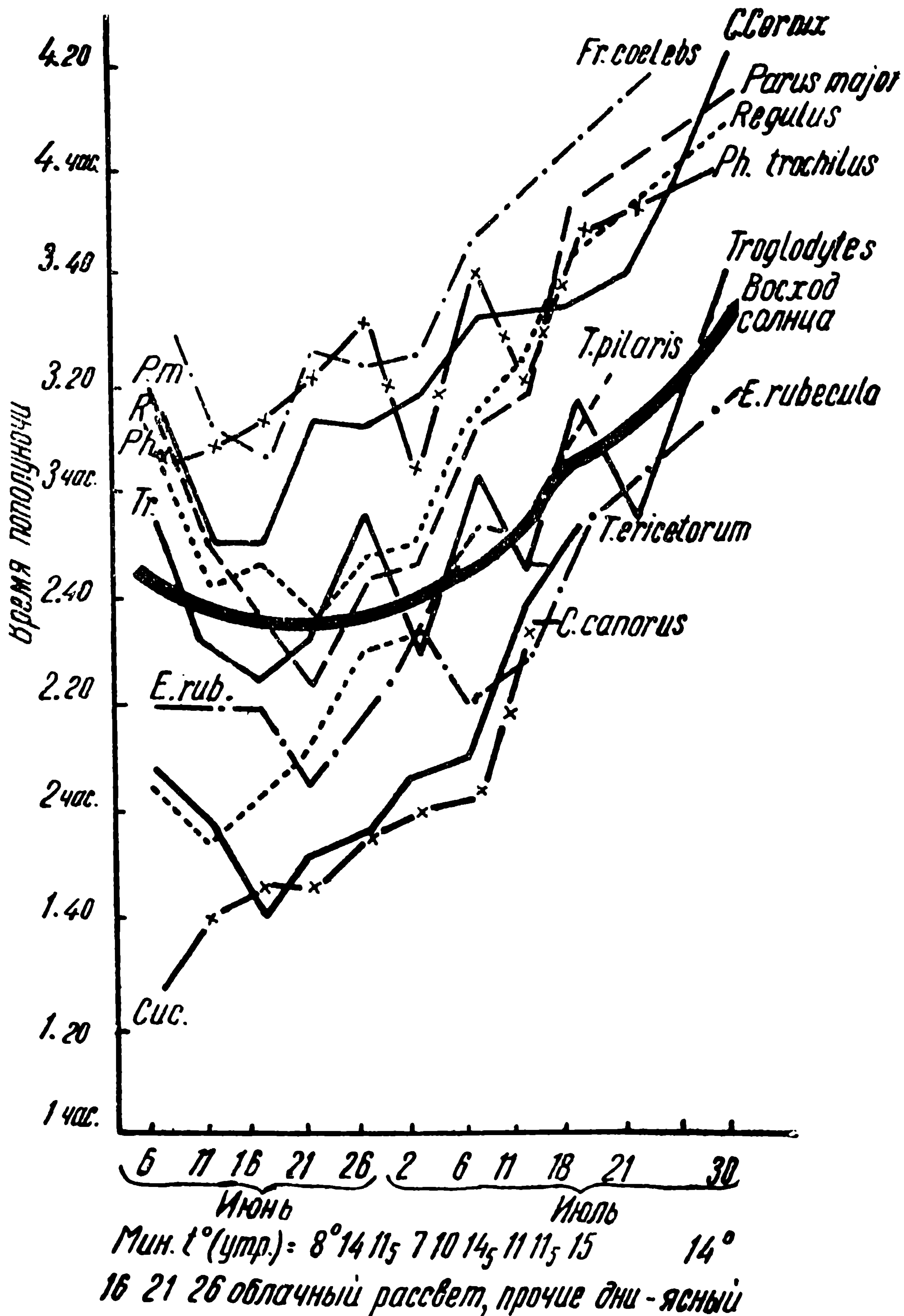


Рис. 38. Сроки пробуждения птиц в разные дни в зависимости от восхода солнца (по Промптову, 1940).

служит длина ее волны, измеряемая у лучей видимого спектра десятитысячными долями микрона — ангстремами. Видимый спектр составляют лучи, длина волн которых изменяется в пределах от

4000 до 8000 ангстрем (т. е. от 0,4 до 0,8 μ); инфракрасные лучи — с более длинной волной — от 8000 до 10000 ангстрем, и ультрафиолетовые — с более короткой — от 4000 до 1500 ангстрем. Эти три вида лучистой энергии отличаются по характеру своего действия. Ультрафиолетовый свет вызывает преимущественно химические изменения, в то время как инфракрасные лучи являются тепловыми. Видимый свет играет также важную роль в жизни животных и растений, влияя на их поведение и вызывая у зеленых растений

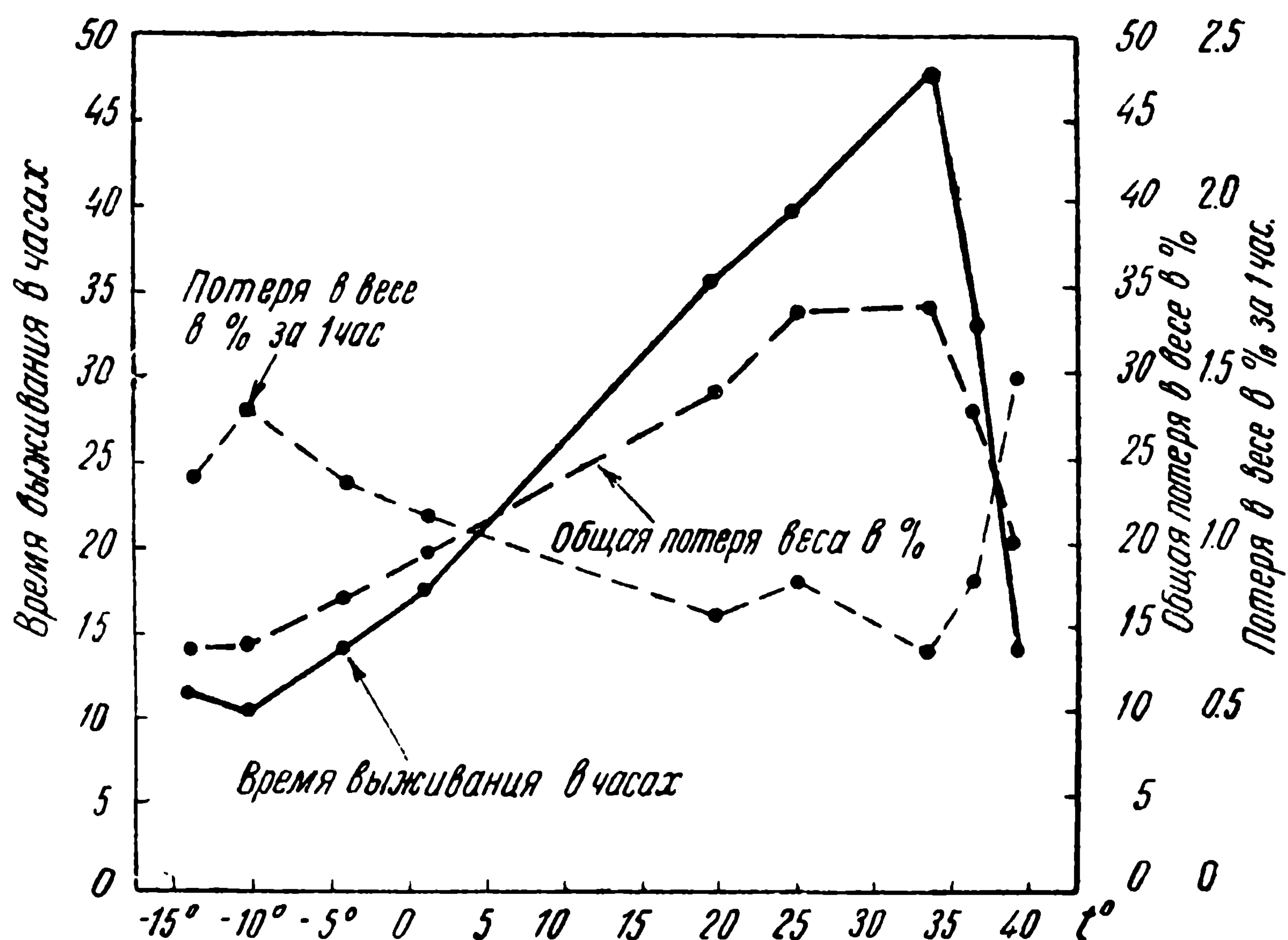


Рис. 39. Длительность пребывания без пищи при разной температуре (выживаемость) воробьев (по Кенди, 1934).

синтез углеводов. Суточный ритм деятельности животных почти всегда связан с изменением яркости освещения. Хорошо известно, что многие виды дневных птиц и млекопитающих в темноте сидят неподвижно и не принимают пищи (см. главу 9, данные Щербаковой по обезьянам, 1938). Таким образом, длительность дня для этих форм определяет продолжительность периода активности, а длительность ночи — продолжительность сна и в связи с этим регулирует целый ряд важных жизненных процессов. Так, в летние дни птицы, содержащиеся в неволе, поедают больше корма, чем зимой. В короткие зимние дни в северных широтах разные виды птиц не успевают собрать корма в количестве, достаточном для поддержания их существования, и продолжительность дня зимой определяет для этих видов границу распространения в зимнее время.

Исследования некоторых авторов (Промптов, 1940) показали, что пробуждение птиц утром и засыпание вечером, а также период пения наблюдаются при определенной яркости света, и сроки эти смещаются поэтому в разное время года (рис. 38) и при разных

метеорологических условиях. Так в ясные дни птицы пробуждаются и начинают петь ранее, чем в пасмурные. Было предложено называть эту определенную для каждого вида силу освещения, вызывающую пробуждение, «пробуждающей яркостью». В связи с этим интересны особенности поведения птиц в Арктике летом, когда солнце не заходит в течение 2 и более месяцев.

Новиков (1949) и Пальмгрен (1935) произвели ряд интересных наблюдений по этому вопросу. Оказалось, что в условиях «вечного дня» птицы деятельны почти круглые сутки. Период их меньшей активности наступает обычно днем при повышении температуры. Птицы более деятельны в холодное время суток.

О значении длительности зимней ночи в сочетании с низкой температурой для распространения птиц мы уже писали ранее. Кенди не только установил эту закономерность экспериментально (см. табл. 6), но, обработав данные о долготе ночи и средних ночных температурах для районов, в которых крапивник (*Troglodytes aedon*) зимует, и для ближайших северных пунктов, где этот вид уже отсутствует, получил ясную картину такой зависимости (рис. 39). В пунктах, где продолжительность ночи в течение зимних месяцев (декабрь, январь, февраль) колеблется от 13,5 до 14 часов и температура воздуха ниже +4°, этот вид не встречается и зимует лишь в районах, где продолжительность ночи не превышает 14 часов и температура воздуха не падает ниже +7°.

Таким образом, длительность периода активности дневных птиц, связанная с продолжительностью дня и ночи, играет в их жизни и распространении большую роль.

Также велико влияние света на активность млекопитающих. Многие виды ведут строго дневной образ жизни (сурки, суслики, белки, некоторые копытные, большинство видов обезьян). Другие, наоборот, оказываются ночными животными, появляясь из своих убежищ только с наступлением темноты и прячась снова перед рассветом: земляной заяц (*Allactaga jaculus*), хомяк (*Cricetus cricetus*), дикие кошки, некоторые виды куньих и многие другие. Чувствительность некоторых ночных видов к свету весьма велика (Калабухов, 1938; Блэр, 1943).

Другие виды появляются сейчас же после заката, в сумерки и прячутся уже после восхода солнца (мелкие виды тушканчиков, лесные мыши, сони, ежи, летучие мыши). Наконец, есть виды, активность которых менее связана со сменой дня и ночи. Эти зверьки бывают активны, пока они голодны и отдыхают после того, как они насытятся пищей. Наиболее характерно такое поведение для мелких хищников — ласки, горностая, соболя и степных хорьков (Калабухов, 1943; Пономарев, 1949). Повидимому, также нет определенной цикличности в активности некоторых видов полевок, в частности пашенной (*Microtus agrestis*) и обыкновенной (*M. arvalis*) (Кучерук, Кротов, Рюмин, 1935; Наумов, 1948). На рис. 72 мы приводим ряд кривых, характеризующих суточный ритм деятельности некоторых видов наземных позвоночных и степень его зависимости от условий освещения (см. гл. 9).

Периоды активности и покоя, связанные с наступлением дня и ночи, влияют на интенсивность физиологических процессов в организме; в период сна обмен веществ и теплообразование у птиц и млекопитающих значительно понижены. В связи с этим в течение суток у птиц и млекопитающих наблюдаются закономерные изме-

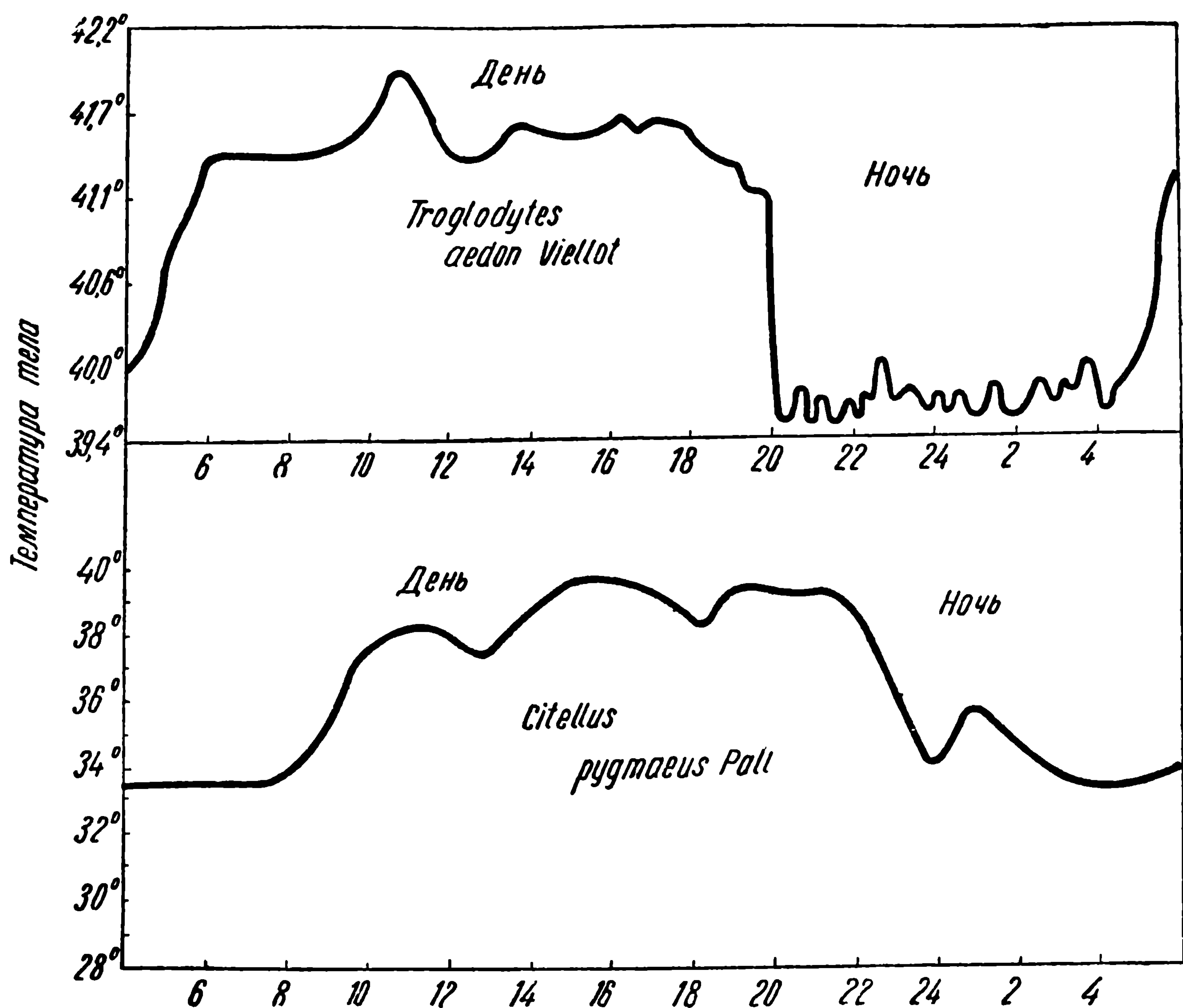


Рис. 40. Суточные изменения температуры тела у крапивника и малого суслика (по Болдуину и Кенди, 1932, и Раллю, 1934).

нения температуры тела: понижение во время сна и повышение во время деятельности (рис. 40). Таким образом, содержание голодающих птиц на свету резко сокращает продолжительность их жизни по сравнению с содержащимися в темноте. В опытах Кенди (1934) воробьи при температуре +19,0° — +19,8° прожили без корма на свету всего 28,3 часа и теряли в течение 1 часа 1,2% веса тела, в то время как в темноте они жили 35,8 часов и теряли в весе за 1 час 0,8% веса. Ясно выраженный суточный ритм для дневных животных большей частью связан с их неспособностью находить корм ночью. Ночные же животные обладают хорошо развитым слухом, чувством обоняния и осязания. Органы зрения, хотя они и хорошо развиты у некоторых видов, повидимому не играют большой роли, так как эти животные все же не видят в темноте на далекие расстояния.

Весьма важную роль играет видимый свет в явлениях размно-

жения позвоночных. Так, Роуэн (1926) установил, что освещение видимым (электрическим) светом в зимние месяцы содержащихся в неволе серых юнко (*Junco hyemalis* — сем. вьюрковых) вызывает увеличение размеров половых желез по сравнению с птицами, содержащимися при естественном освещении. Роуэн предполагал, что это развитие семенников связано с удлинением периода активности подвижных на свету птиц. Но исследования Бисоннента (1932), наблюдавшего это же явление у скворцов, освещавшихся дополнительно в зимние месяцы, показали, что подвижность птиц не имеет значения. Этот автор, устроив клетки с подвижной жер-

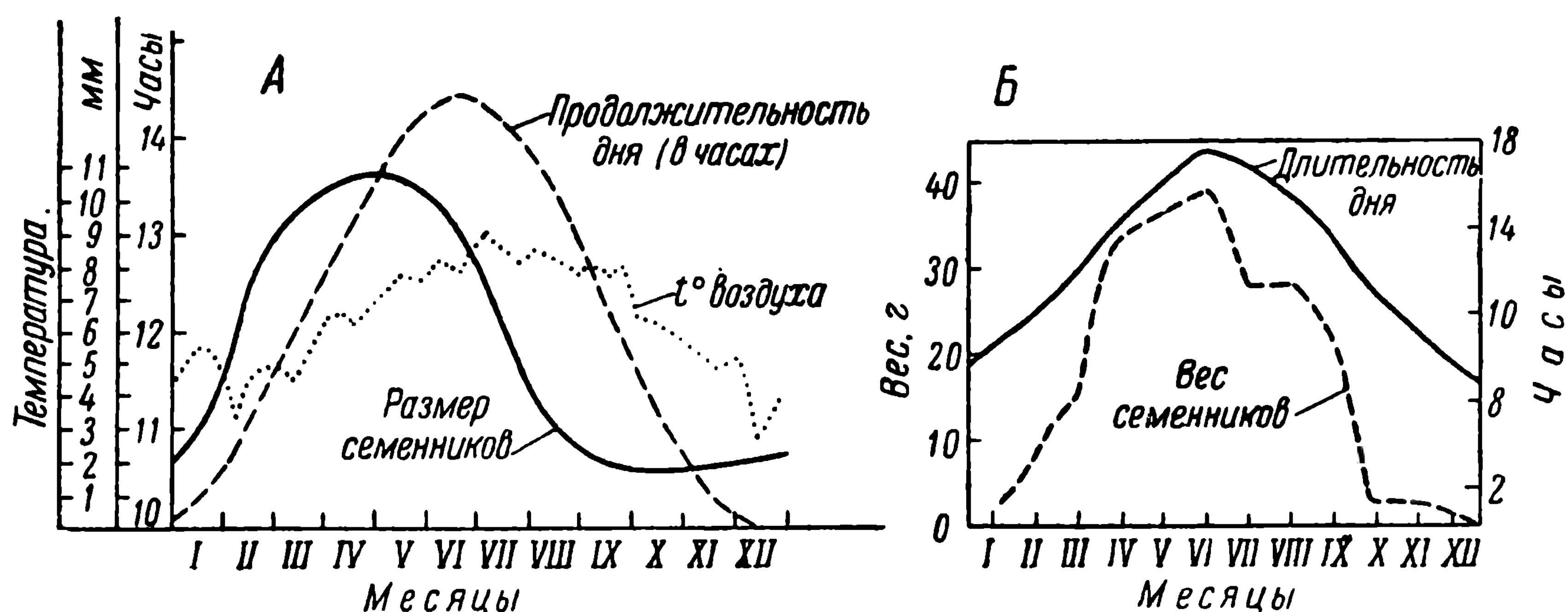


Рис. 41. Сезонные изменения половых желез: *А* — воробьев (по Оллендер из Кашкарова, 1945) и *Б* — уток (по Светозарову и Штрайху, 1937) и их зависимость от влияния света.

дочкой, заставлял птиц, сидевших в темноте, беспрерывно двигаться в течение времени, равного периоду дополнительного освещения у подопытных, и тем не менее не получил у них увеличения размеров половых желез. В дальнейшем значение дополнительного освещения для развития половых желез было установлено на воронках (*Corvus brachyrhynchus*), горлинках (*Zenaidura macrura*), фазанах (Бисоннет, 1936), воробьях (Кабак и Тереза, 1939; Поликарпова, 1948) и многих других видах (Светозаров и Штрайх, 1940, 1941). Сопоставление изменений, происходящих в половых железах воробьев в разные сезоны в естественных условиях, с изменениями температуры воздуха и с продолжительностью дня показало, что изменения в семенниках связаны с изменением освещения (рис. 41, Кашкаров, 1945; Промптов, 1941).

Поэтому понятно, что и сезонный цикл размножения многих видов млекопитающих также связан с уменьшением количества света в зимние месяцы. Так, у хорьков (*Putorius putorius*) размножение наблюдается лишь с марта до августа; в осенне-зимний период овуляция у самок и сперматогенез у самцов прекращается. Бисоннет, добавочно освещая с октября по январь электрическим светом (лампа в 200 w) 3 самцов и 3 самок хорьков после наступления темноты (с 16 час. 30 мин. до 23 час.), наблюдал у самок овуляцию и, после выпуска к ним самцов, спаривание. У самцов отме-

чен сперматогенез, но при длительности опыта в 71 день не удалось получить образования зрелых сперматоцитов, а только образование сперматоцитов II порядка и сперматид.

В последующих опытах удалось получить рождение детенышей в январе. Успешный результат дали и опыты с енотами (*Procyon lotor*).

Свет играет такую же роль в размножении полевок (*Microtus agrestis*). Содержание их при температуре воздуха в среднем около +17° и при высокой влажности (от 68 до 87% относительной влажности), но в различных условиях освещения, показало, что зверьки, освещавшиеся (электрическим светом) ежедневно в течение 15 часов, принесли в $3^{1}/_{2}$ раза больше выводков, родили в 6 раз больше детенышей, чем зверьки, освещавшиеся ежедневно только по 9 часов в сутки. Сходные данные получены для пресмыкающихся, земноводных и рыб (Светозаров и Штрайх, 1940).

Установление зависимости полового цикла многих позвоночных от действия видимого света является важным достижением современной биологии. Но вопрос о механизме влияния света на половую систему до сих пор оставался все же недостаточно изученным. Несомненно, что свет вызывает изменение в гонадах, влияя на гипофиз. Однако недостаточно выяснены пути его влияния на эту железу. Так, хотя и удалось установить, что свет может вызывать изменения в гипофизе, воздействуя через глаза, в других случаях аналогичный эффект вызывался освещением животных, ослепленных или накрытых колпачками (Иванова, 1936).

Столь же неясным казался механизм воздействия сезонных изменений продолжительности дня в естественных условиях на половой цикл ночных видов, например, хорьков, для которых зависимость размножения от условий освещения была экспериментально установлена. Казалось непонятным, как могут такие изменения оказывать влияние на животных, проводящих день в затемненных подземных убежищах.

Лишь позже появилась работа Перри (1938), в которой приведены факты, имеющие важное значение для выяснения путей влияния света на половой цикл. Перри производил опыты с объектом, на котором действие света на половую систему было изучено весьма детально как в естественных, так и в экспериментальных условиях.

В отличие от других экспериментаторов Перри содержал и подопытных, и контрольных птиц обоего пола зимой при естественном освещении, при котором у них наблюдается депрессия половой деятельности, *но давал подопытным птицам корм (зерна пшеницы), освещаемый перед этим в течение 250—300 часов кварцевой лампой.*

В результате облучения корма у подопытных птиц происходило развитие гонад (у обоих полов), а у самцов появились характерные для них вторичные половые признаки — темные пятна около клюва. Если вспомнить, что ультрафиолетовые лучи аналогичным путем, через корм, действуют на организм растущих животных, содержа-

щихся в темноте, активизируя провитамины, находящиеся в пищевых веществах, данные Перри указывают на возможный путь воздействия света в естественных условиях на половой цикл видов, ведущих ночной образ жизни. Так как кварцевая лампа дает яркий видимый свет (в этом заключается существенная ошибка в выводах Перри, приписавшего результаты воздействия исключительно ультрафиолетовым лучам), они ставят под сомнение выводы ряда исследователей, пытавшихся сложными экспериментами (экстирпация глазных яблок, перерезка зрительных нервов, затемнение глаз колпачками, выщипыванье перьев на коже и т. п.) выяснить механизм влияния света на гипофиз, вследствие того, что они не учитывали возможности воздействия этого фактора через пищу. Наконец, несомненно, что данные Перри позволят поставить вопрос об упрощении техники стимуляции размножения животных светом посредством освещения кормов.

Одновременно с установлением важной роли видимого света в явлениях размножения позвоночных, было обнаружено, что сезонный цикл смены покровов меха у зверей и перьев у птиц тоже связан с изменением длительности дня по сезонам. Афонская (1943, 1949) у джунгарских хомяков (*Cricetulus zongarus*) и зайца-беляка (*Lepus timidus*), Беляев (1948) у лисиц, Ларионов (1945) у домашних кур, Новиков (1946—1947) у белой куропатки (*Lagopus lagorus* L.) и беляка, другие исследователи — у ласок (*Mustela cicognani Bon.*) и норок (*Lutreola vison L.*) изменяли сроки линьки, затемняя их в дневные часы летом и, наоборот, «удлиняя» зимний день дополнительным освещением электричеством. Таким путем можно вызывать побеление животных летом и одевание летнего меха или пера в зимнее время. Механизм влияния света на процесс линьки понятен. Действуя на гипофиз через органы зрения и нервную систему, он влияет также на выделение тиреотропного гормона этой железы, и тем самым регулирует смену покровов, зависящую от деятельности щитовидной железы. Практическое значение возможности регулировать ход размножения и линьки у животных весьма велико. Уже сейчас изменением режима освещения в зимний период у кур и других домашних птиц удается резко повысить их яйценоскость. Регулируя длительность периода ночи и дня также легко можно ускорить «созревание» меха у пушных зверей, разводимых в зверосовхозах (Беляев, 1948), или резко сократить вредный для размножения птиц период линьки пера (Ларионов, 1945, рис. 42).

Приведенные данные о влиянии видимого света на размножение и линьку служат ярким примером весьма сложной связи между ритмическими явлениями в организме животных и внешней средой.

Очевидно, что здесь имеется целая цепь последовательных звеньев, реагирующих на сезонные или экспериментальные изменения соотношения длительности дня и ночи, из которых основную роль играют органы чувств (глаза) и центральная нервная система.

Изменения в железах внутренней секреции, влияющие в свою очередь на органы размножения и ткани покровов животных, являются уже вторичными.

Независимость от влияния света цикла размножения домашних или лабораторных животных, которые не подвергаются столь резкому, как дикие виды, влиянию сезонных изменений, а также развитие гонад в период спячки у земноводных, пресмыкающихся и зимоспящих млекопитающих, проводящих зиму в оцепенении в убежищах, куда не проникает свет, говорит о том, что эти реакции являются закрепленными в процессе естественного отбора приспособительными ответами организма, но уже иного характера, на сигналы внешней среды.

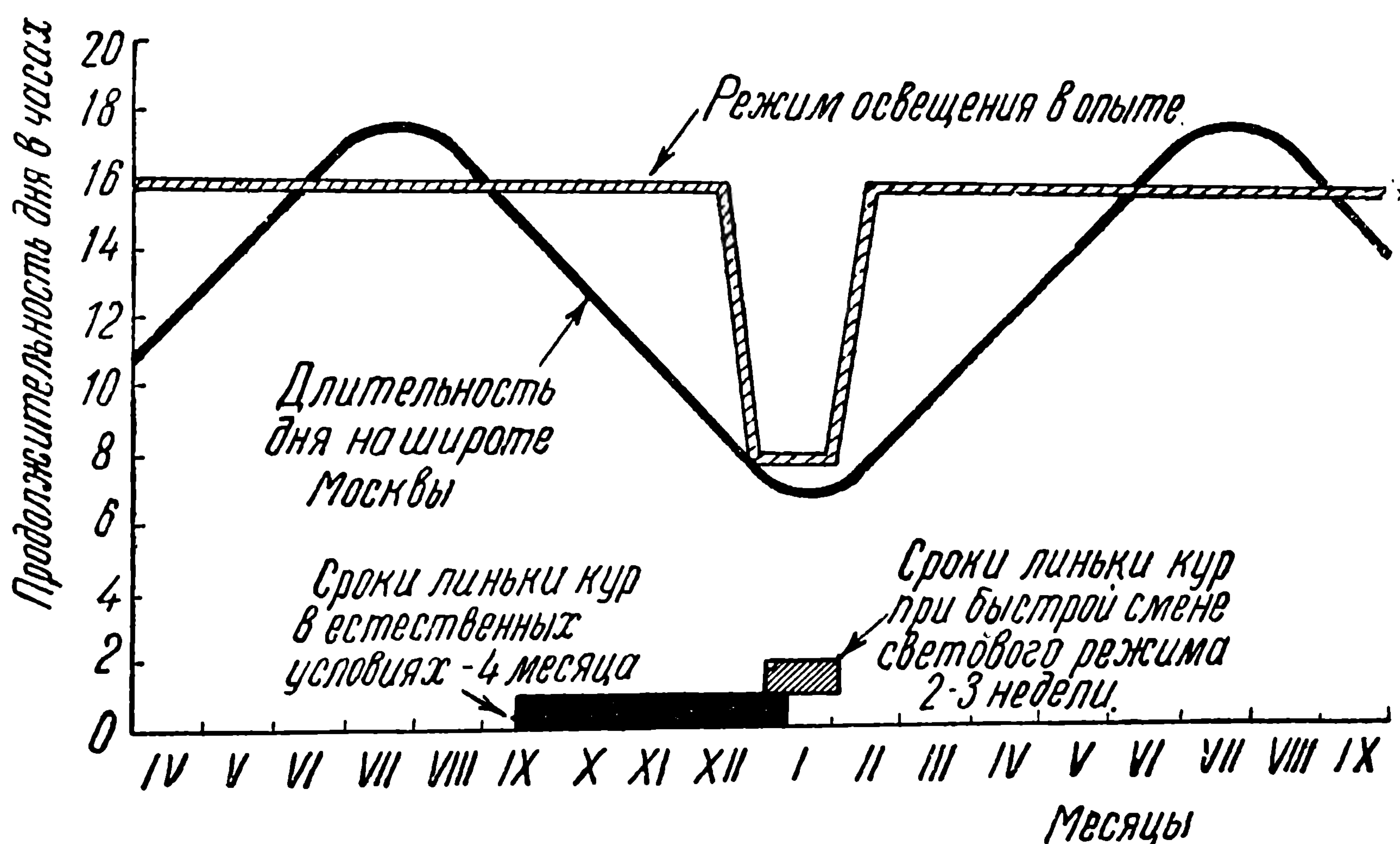


Рис. 42. Сезонные изменения хода линьки у кур (по Ларионову, 1945).

Таким образом, эти примеры служат прекрасной иллюстрацией наследственного закрепления рефлекторных связей в результате приспособления животных ко внешним условиям, согласно учению русского физиолога И. П. Павлова (1926).

Влияние инфракрасных лучей на наземных позвоночных также весьма многообразно.

Для земноводных и пресмыкающихся, ведущих дневной образ жизни, влияние тепловых лучей приводит к повышению температуры их тела до пределов, при которых животные наиболее активны.

Так, температура тела ящериц (*Lacerta viridis, L. agilis* и *L. vivipara*) на солнце всегда бывает выше температуры воздуха. Стрельников (1934), Сергеев (1939) и др. наблюдали это явление временной «теплокровности» у ряда других видов пресмыкающихся (табл. 17).

Естественно, что при интенсивной солнечной радиации повышение температуры тела пресмыкающихся может происходить и до пределов, вызывающих их гибель. Кашкаров и Курбатов (1929),

Стрельников (1934) и Сергеев (1939), указывая на этот гибельный эффект тепловой радиации, отмечают ряд особенностей в поведении животных, позволяющих им избегать перегревания. Многие из пре-

Таблица 17

Температура тела некоторых пресмыкающихся на солнце

Вид	Температура воздуха	Температура тела ящерицы
Ящерица живородящая (*Lacerta vivipara*)	11,9°	27,8°
Круглоголовка ушастая (*Phrynocephalus mystaceus*)	—	33,1°—36,8°
Агама степная (*Agama sanguinolenta*)	—	36°—37°

смыкающихся в полуденные часы прячутся в тень, уходят в норки или влезают на кустарники (Сергеев, 1939).

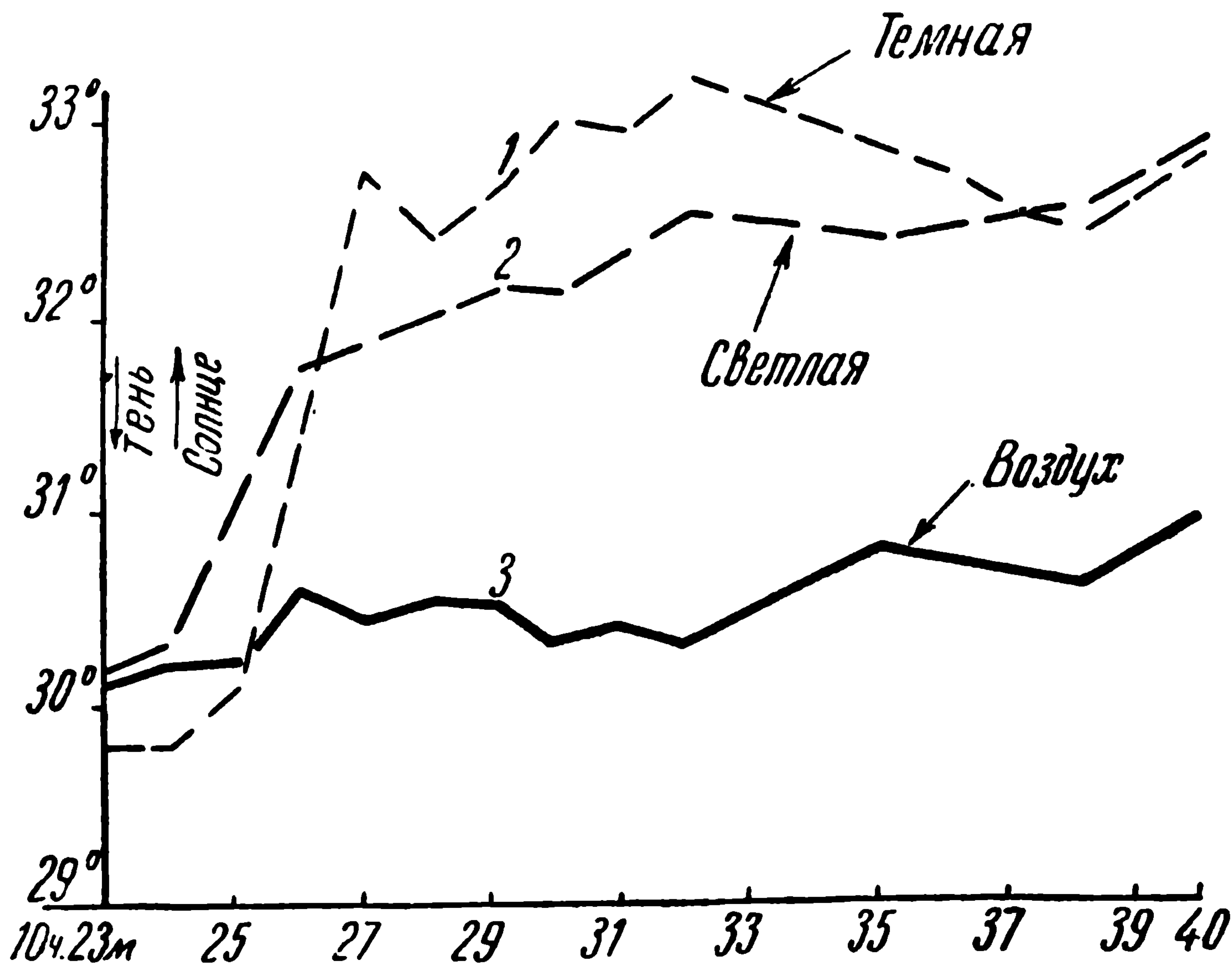


Рис. 43. Различие в температуре тела на солнце у ящериц разной окраски (по Стрельникову, 1934).

Необходимо отметить, что нагревание пресмыкающихся и земноводных разной окраски происходит неодинаково, так как тепловые лучи поглощаются темноокрашенными особями в большей степени, чем светлыми (Стрельников, 1934) (рис. 43).

Видимо, ночной образ жизни многих видов гомотермных позво-

ночных связан часто также с тем, что интенсивная солнечная радиация в дневные часы неблагоприятна для их существования *

Многие ночные виды млекопитающих не выносят интенсивного солнечного света. Так, в опытах Бабенышева (1938) в одних и тех же условиях полевки (*Pitymys majori*) погибали на солнце через 7—23 минуты, лесные мыши (*Apodemus sylvaticus*) через 10—20 минут, в то время как малый суслик (*Citellus pygmaeus*) безболезненно перенес пребывание на солнце в течение нескольких часов. Солнечный свет действует на зверьков, покрытых густым длинным мехом (лесная соня — *Dyromys nitedula*) слабее, чем на животных с редким и коротким мехом (Бабенышев, 1938). Такую же роль играет покров перьев и пуха птиц. Птенцы крапивника, лишенные пуха и перьев, погибали на прямом солнечном свете через 15 минут, в то время как оперенные оставались живыми при значительно более долгой экспозиции.

Поэтому те виды дневных птиц и млекопитающих, которые подвергаются в естественных условиях действию прямого солнечного света, иногда обладают довольно густым и длинным волосяным или пуховым покровом (некоторые виды сусликов, большая песчанка, дневные хищные птицы, щурки, жаворонки) или так же, как и пресмыкающиеся, проводят на свету непродолжительное время. Так, по наблюдениям Кучерука, Кротова и Рюмина (1935), в жаркие часы дня серые полевки (*Microtus arvalis*) проводят на поверхности земли беспрерывно не более 1—7 мин. Наблюдая 6 сентября в течение (11 час. 30 мин. — 12 час. 30 мин.) на площадке радиусом около 200 *м* 144 полевки, эти авторы установили, что только одна пробыла на поверхности земли 7 мин., одна — 4 мин., шесть полевок — от 2,5 до 1 мин., а остальные 136 зверьков пребывали на поверхности земли менее 1 мин. **.

Даже те виды, которые легко переносят действие солнечной радиации, в полдень обычно скрываются в убежища. Так, суслики в полуденные часы уходят в свои норы (Варшавский, 1938; Калабухов, 1939; Тихвинский и Соснина, 1939). Растительный покров и различного рода укрытия от прямого солнечного света широко используются многими видами животных.

О различии в степени освещенности в разных местах можно судить по двум примерам. Освещенность почвы в лесах различных ти-

* Надо помнить, что суточный ритм активности представляет сложное биологическое явление. Он возник как приспособление ко всему комплексу условий существования. Помимо условий теплообмена, на его формирование оказывали важное влияние так называемые «биотические факторы», особенно межвидовые отношения (преследование хищниками, конкуренция и т. п.). *(Примеч. редактора).*

** Влияние солнечной радиации в этом случае сомнительно, так как наблюдения велись в сентябре. Авторы в своей статье прямо пишут, что указания на губительность солнечного света для полевок их наблюдениями в этот сезон не подтверждаются. Малая длительность пребывания зверьков на поверхности в этом случае, видимо, была связана с защитной реакцией против преследования хищниками. *(Примеч. редактора).*

пов, выраженная в % освещенности на открытом месте, по Чепману (1931) равна:

Орешник . . .	. —33%
Смешанный лес .	. —25%
Тополевый лес	. —15,6%
Сосновый бор	. — 9,9%
Дубовый лес	— 4%

Различна и интенсивность силы света в ясный, безоблачный день в различных частях леса.

На краю леса, вне деревьев .	. —1750—2400 футосвечей
На полянке внутри леса	. —1665—2260 „
На опушке леса между крайними деревьями	. — 18—44

Таким образом, животным предоставляется большая возможность выбирать места с наиболее благоприятными условиями освещения.

В заключение необходимо привести некоторые данные о действии ультрафиолетовых лучей на организм наземных позвоночных. Как мы отмечали ранее, наличие плотного пигментированного покрова у рептилий и густого волосяного и пухового покрова у млекопитающих и птиц препятствует проникновению излишних доз ультрафиолетового света в организм этих животных. Но лучистая энергия действует через кожу на конечностях, органы зрения и другими путями, вызывая определенный положительный эффект. Так, давно установлено, что облучение искусственным ультрафиолетовым или солнечным светом молодых птиц и млекопитающих вызывает образование в их организме противорахитического витамина Д, необходимого для нормального роста. Косвенно ультрафиолетовый и солнечный свет дают тот же эффект, вызывая образование витамина Д в кормах, рыбьем жире или в зерновых продуктах. Известно, что у многих видов птиц имеется копчиковая железа (*glandula uropygialis*), жирное выделение которой птицы размазывают клювом на поверхности перьев. Затем они это выделение снова собирают с перьев на клюв и проглатывают. Повидимому, эти жирные выделения копчиковой железы после облучения на солнце начинают играть противорахитическую роль. Рост молодых животных может также стимулироваться облучением беременных самок (Самохвалова и Иванова, 1934).

Из других своеобразных эффектов этого вида лучистой энергии на организм позвоночных необходимо отметить обнаруженное впервые у человека влияние ультрафиолетовых лучей на состав крови, выражающееся в повышении числа эритроцитов. Облучение ящериц (*Lacerta vivipara*) ультрафиолетовым светом также вызывает у них увеличение числа эритроцитов от 127000—140000 на 1 *мм*^{3} крови до 150000—162000.

Наконец, именно с действием ультрафиолетовых лучей (а не тепловых, как это считают иногда) связано явление покраснения (эритемы) — первой стадии солнечного ожога кожи, хорошо изученное у человека и наблюдаемое также у птиц и млекопитающих

на поверхностях, не защищенных пером или шерстью (Бабенышев, 1938). Образование пигмента в коже — явление «загара», служащее защитным приспособлением от ожога, всецело определяется действием ультрафиолетовой радиации, хотя и вызывается наиболее быстро лучами иной длины волны, чем эритема (см. рис. 44). Ультрафиолетовые лучи играют также весьма важную роль в жизни животных, резко влияя на их организм. Этот вид лучистой энергии обладает мощным бактерицидным действием, стерилизуя не только воздух, но и поверхностные слои воды, почвы, поверхность растений и других субстратов, на которых могут сохраняться возбудители вирусных, бактериальных и грибковых инфекций. По данным М. Киченко, Гоевой и К. Киченко (1950), в воздухе после распыления культуры белого стафилококка при 5-минутном облучении кварцевой лампой спустя 10 минут после начала опыта остается всего 2% жизнеспособных клеток, в то время как в контроле в этот период еще живы 63% бактерий. Через полчаса облученный воздух содержит всего 0,8% возбудителей по сравнению с 21% в контроле. В прудовой воде культура кишечной палочки под влиянием ультрафиолетовых лучей погибала полностью у поверхности через 30 минут, тогда как на глубине 10 *см* оставалось еще 7,5% живых клеток, а на глубине 25 *см* — 19,2%. Не менее губительно влияние ультрафиолетовых лучей на животных — возбудителей заболеваний: простейших и паразитических червей. Шалимов (1935) установил, что яйца некоторых видов нематод, паразитирующих в кишечнике человека и копытных, подвергаясь влиянию ультрафиолетовых лучей на стадии яйца, развивающегося вне организма хозяина, погибают при экспозиции в течение 3—5 мин. Так же губительно влияние ультрафиолетового света на незащищенные пигментом яйцо рыб и земноводных (Сергеев и Смирнов, 1938).

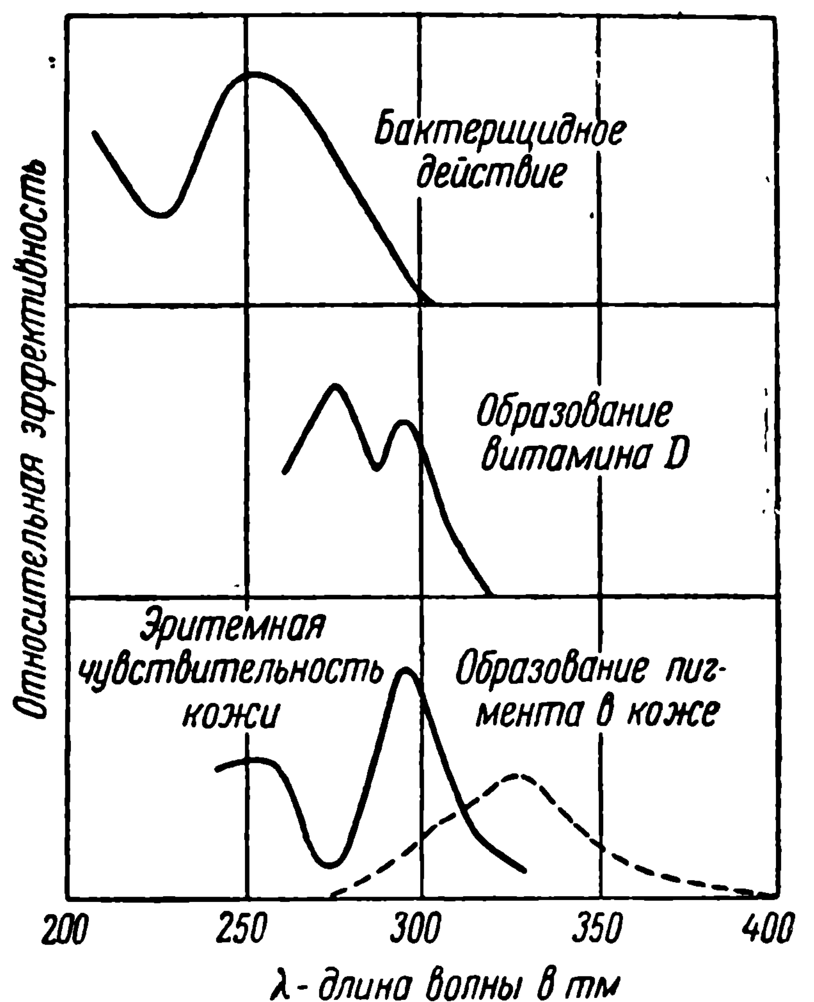


Рис. 44. Относительная эффективность влияния ультрафиолетовых лучей разной длины на биологические процессы. *1*. Бактерицидное влияние на микроорганизмы *2*. Образование витамина Д. *3*. Образование эритемы на коже человека. *4*. Образование пигмента (загара) в коже человека (по Франку, 1950).

Установлено, что различные изменения в организме определяются ультрафиолетовыми лучами разной длины волны (рис. 44).

4. Методика изучения влияния света на животных

Как и при изложении методики изучения влияния температуры остановимся на двух основных разделах:

1) измерении интенсивности лучистой энергии;

2) создании определенных условий воздействия этого фактора. Измерение интенсивности световой энергии в зависимости от её свойств производится различными способами.

Измерение силы видимого света (т. е. освещения в узком смысле этого слова) производится путем различного рода фотометров. При экологических исследованиях для этой цели можно применять фотоэлементы. Их действие основано на свойстве некоторых металлов испускать поток электронов при освещении поверхности. Мощность этого потока меняется пропорционально яркости освещения и неодинакова у разных металлов. Наиболее мощные фотоэлементы изготовляются из щелочных металлов (литий, рубидий, цеций, натрий и калий). Если они помещены в вакууме или в атмосфере гелия, водорода или аргона, их электродвижущая сила может колебаться от 20 до 300 вольт (Маковский, 1939).

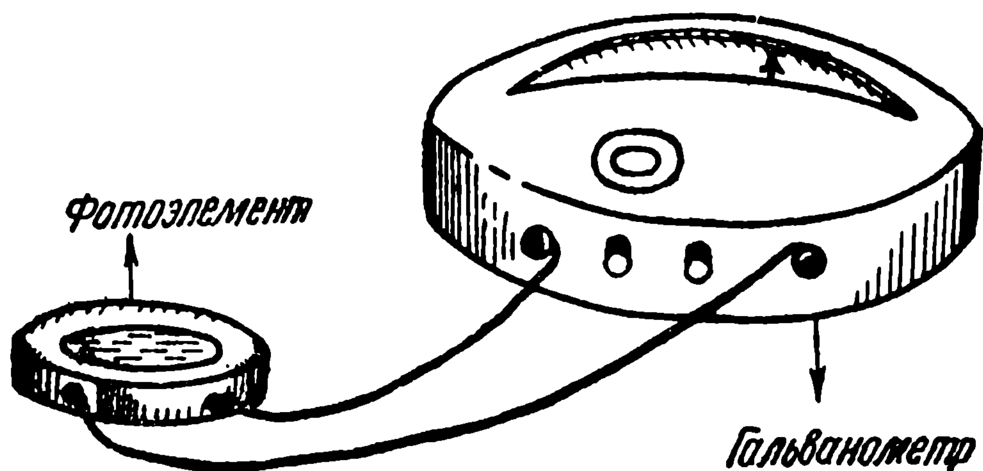


Рис. 45. Фотоэлемент (по Новикову, 1949).

В настоящее время в продаже имеются селеновые фотоэлементы, представляющие собой тонкие круглые пластинки площадью около 10 *см²*, покрытые сверху специальным лаком. Эти пластинки одеты в футляр из эбонита, в котором укреплены клеммы. Электродвижущая сила селеновых фотоэлементов такого размера не велика: от 250 до 350 микроампер на 1 люмен (100 люксов). Фотоэлемент включается в цепь зеркального или низкоомного стрелочного гальванометра (рис. 45).

Измерение производится при кратковременном замыкании цепи. Яркость вычисляется соответственно отсчетам гальванометра по данным, указанным в паспорте фотоэлемента. При больших яркостях фотоэлементом следует пользоваться, закрывая его фильтром, уменьшающим силу света в несколько раз, или сокращая диафрагмами поверхность фотоэлемента.

Необходимо помнить, что после измерения чувствительную поверхность фотоэлемента следует затемнять, убирая его в футляр.

Недостатком фотоэлементов подобного типа является необходимость пользоваться для измерения миллиамперметром, не имеющим градуировки в единицах силы света, или даже целой установкой — из гальванометра, батареи или аккумулятора и реостата (Шелфорд, 1929). Тем не менее в большинстве случаев измерение яркости освещения посредством фотоэлементов является единственно возможным. Так, например, регулярное определение яркости освещения в убежищах различных животных (гнезда, норы, дупла), высоко над поверхностью (на вершинах деревьев) или на разной глубине в воде только и возможно путем установки в этих точках фотоэлементов, периодически соединяемых с переносной измерительной установкой.

Наиболее удобна для экологических исследований установка, в которой фотоэлемент смонтирован с маленьким миллиамперметром в футляре размером немногим более спичечной коробки. На шкале гальванометра должны быть нанесены деления, соответствующие единицам силы света (люксы или фотосвечи). При работе с большой яркостью освещения поверхность фотоэлемента в таком приборе частично затемняется одеванием диафрагм, отверстие которых уменьшает площадь в два, четыре и более раз.

За последние годы у нас налажено производство экспонометров, являющихся теми же фотоэлементами, к фотоаппаратам ФЭД,

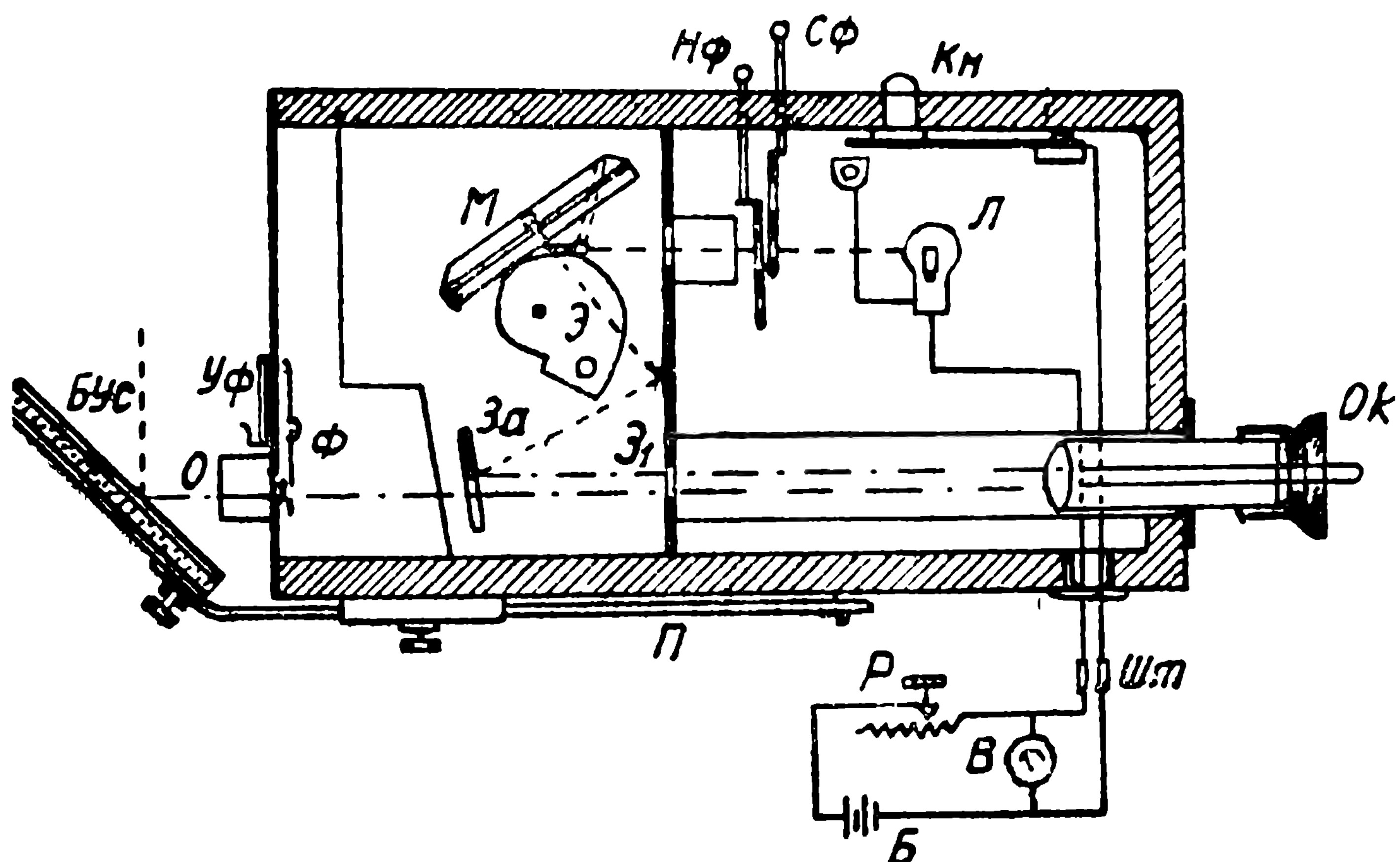


Рис. 46. Люксметр (по Кожанчикову, 1937). *Ок* — окуляр, *Кн* — включатель прибора, *СФ* — синий светофильтр, *Нф* — нейтральный светофильтр, *Уф* — рычаг диафрагмы, *Ф* — диафрагма, *О* — объектив, *БУС* — белый отражатель, *П* — подвижная пластинка отражателя, *Б* — батарея (аккумуляторы), *Р* — сопротивление (реостат), *В* — вольтметр, *Шт* — штепсель, *М* — зеркало, *Э* — эксцентрик зеркала, *З*$_1$ — дополнительное зеркало, *Л* — лампа (стандартной яркости), *За* — пластинка сраванения.

шкала которых градуирована в единицах времени (длительность экспозиции в секундах). Ее легко переградуировать в единицах силы света.

Единственным недостатком фотоэкспонометров является их малая чувствительность к небольшим яркостям освещения, но они крайне удобны при определении больших яркостей.

Из фотометров другого типа для определения яркости освещения можно использовать люксметры Ленинградского государственного оптического института, имеющиеся во многих лабораториях (Кожанчиков, 1937; Калабухов, 1938). Этот прибор смонтирован в удобном деревянном футляре (рис. 46), перед которым на особой планке выдвигается пластинка из обожженного фарфора (П), яркость освещения которой и определяется. Основная часть прибора состоит из объектива (О), снабженного диафрагмой со свето-

фильтрами, позволяющими уменьшить силу света, поступающего в прибор, в 10, 100 и 1000 раз *, стандартной лампочки (Л), дающей свет определенной яркости, поля сравнения, представляющего собой круглую стеклянную пластинку, верхняя половина которой посеребрена и отражает в окуляр свет от лампочки, в то время как через нижнюю, прозрачную проходит свет, идущий от объектива, и, наконец, из окуляра (Ок), через который наблюдается поле сравнения (За).

Источником питания для стандартной лампы служит аккумулятор в 2 вольта, смонтированный в футляре люксметра. При наблюдении приходится не только измерять с помощью фильтров силу света, попадающего в прибор извне, но изменять и силу света, падающего на поле сравнения от стандартной лампочки. Это производится изменением угла наклона зеркала (*М*), отбрасывающего свет от лампочки на поле сравнения. Тем самым удлиняется путь падения луча и изменяется интенсивность освещения. Это достигается путем вращения стрелки, находящейся на одной из сторон футляра прибора, по шкале, указывающей соответственные показатели силы света (от 1 до 6 люксов). Измерения посредством люксметра производятся следующим образом. Прибор устанавливается так, чтобы фарфоровая пластинка, укрепленная на выдвижной планке, была расположена под прямым углом к источнику света. Наблюдатель, приблизив глаз к окуляру, на короткое время включает лампочку и затем, в зависимости от разницы освещения верхней и нижней половины поля сравнения, включает поочередно фильтры, затемняющие свет, падающий от пластинки, и изменяет яркость освещения от лампочки, *пока граница обеих частей поля исчезнет и оно станет одинаково освещенным.*

По отсчету стрелки на шкале определяют яркость света, падающего от лампочки. Отсчет в случае включения фильтров соответственно увеличивают в 10, 100, 1000, 5000 или 10000 раз.

Вследствие того, что лампочка дает желтый свет, обычно при определении яркости дневного света люксметром приходится пользоваться дополнительно синим светофильтром (Сф). Этот светофильтр выдвигается перед лампочкой и, уменьшая ее яркость примерно в 4 раза, в то же время позволяет производить точное определение. Поэтому при измерении с синим светофильтром, результат вычислений, указанных выше, следует еще помножить на 0,25. Наконец, для измерения слабых яркостей перед лампочкой можно вдвигать фильтр, пропускающий $^1/_{10}$ ее света (Нф).

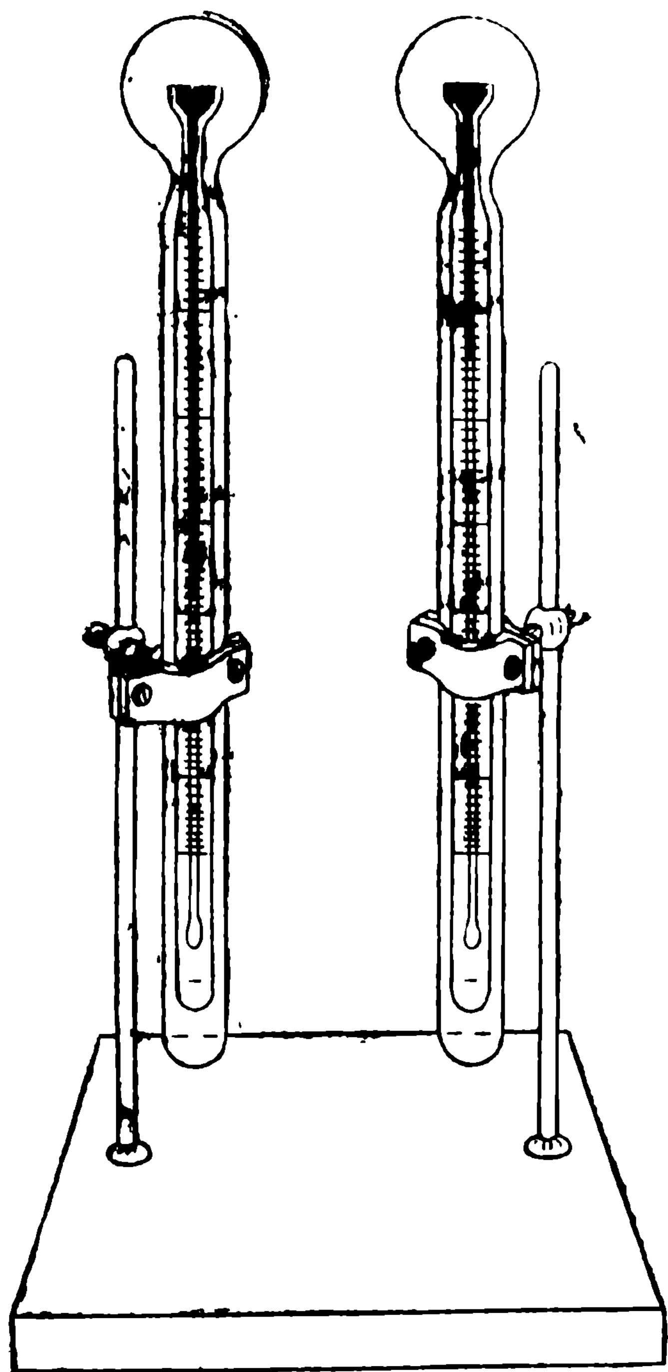
Употребление всей этой системы фильтров и изменение угла падения луча от лампочки позволяет измерять люксметром ее яркость от 0,1—6,0 люксов (лампочка с фильтром, уменьшающим ее яркость в 10 раз) до 10000—60000 люксов (фильтр на объективе — 1000 и насадка — 10). Необходимо отметить, что конструкция люксметра Ленинградского государственного оптического инсти-

---

* Если эти фильтры окажутся недостаточными, на объектив могут быть одеты насадки, уменьшающие силу света еще в 5 или 10 раз.

тута выгодно отличается от ряда фотометров того же типа, используемых для экологических исследований за рубежом. Так, например, иллюминометр «Макбет», широко применяемый американскими экологами, но очень неудобен вследствие своей тяжести (вес около 6 *кг*), больших размеров трубы, установки белой пластинки на специальном штативе, произвольности угла между ее поверхностью и осью прибора и т. д. (Шелфорд, 1929).

Измерение интенсивности тепловой радиации производится приборами, носящими название актинометров. Принцип их конструкции основан на неодинаковом поглощении тепловой радиации черной и посеребренной (или белой) поверхностью. Для этой цели используются жидкостные или металлические термометры, а иногда и эвапориметры (Шелфорд, 1929; Фридерикс, 1932) Наиболее употребляемым типом служит актинометр Араго-Дэви (рис. 47), представляющий собою два точных термометра, соединенных на общем штативе, как в психрометре. Шарик одного из них полностью зачернен. Во избежание нагрева и теплопотери за счет движения воздуха и теплопроводности, шарики обоих термометров окружены полыми шарами, из которых откачан воздух. Исходя из объема ртути в термометрах и ее теплоемкости для каждого прибора, определяется величина коэфициента интенсивности тепловой радиации (в грамм-калориях), соответствующая разности температур термометров в 1°. При определении интенсивности радиации актинометром этого типа его закрепляют шариками вверх и через 10—15 минут отсчитывают температуру.


Рис. 47. Актинометр Араго-Деви-Калитина (по Мальченко, 1947).

Разность показаний светлого и черного термометров множится на коэфициент данного прибора. Учитывая, что следует определять интенсивность солнечной радиации на единицу площади, Калитин (1932) изменил конструкцию актинометра Араго-Дэви, употребляя термометры, резервуары которых не шарообразные, а плоские с одной стороны (т. е. полушары). Для актинометрии применяются также термоэлементы. Актинометр такого типа (пиранометр) изображен на рис. 48. На круге укреплены 15 термопар, общая поверхность которых покрыта белой и черной краской в шахматном порядке. Сверху термопары закрыты стеклянным колпачком, предохраняющим от конвекции тепла. Неудобство актинометра — тер-

моэлемента, как и фотоэлемента — состоит в необходимости пользоваться для измерения гальванометром.

Наконец, для определения яркости света и интенсивности ультрафиолетовой радиации применяются химические фотометры, в которых в течение определенного промежутка времени экспонируется хлоросеребряная (дневная) родаминовая светочувствительная бумага или растворы, восприимчивые к этим лучам. Яркость освеще-

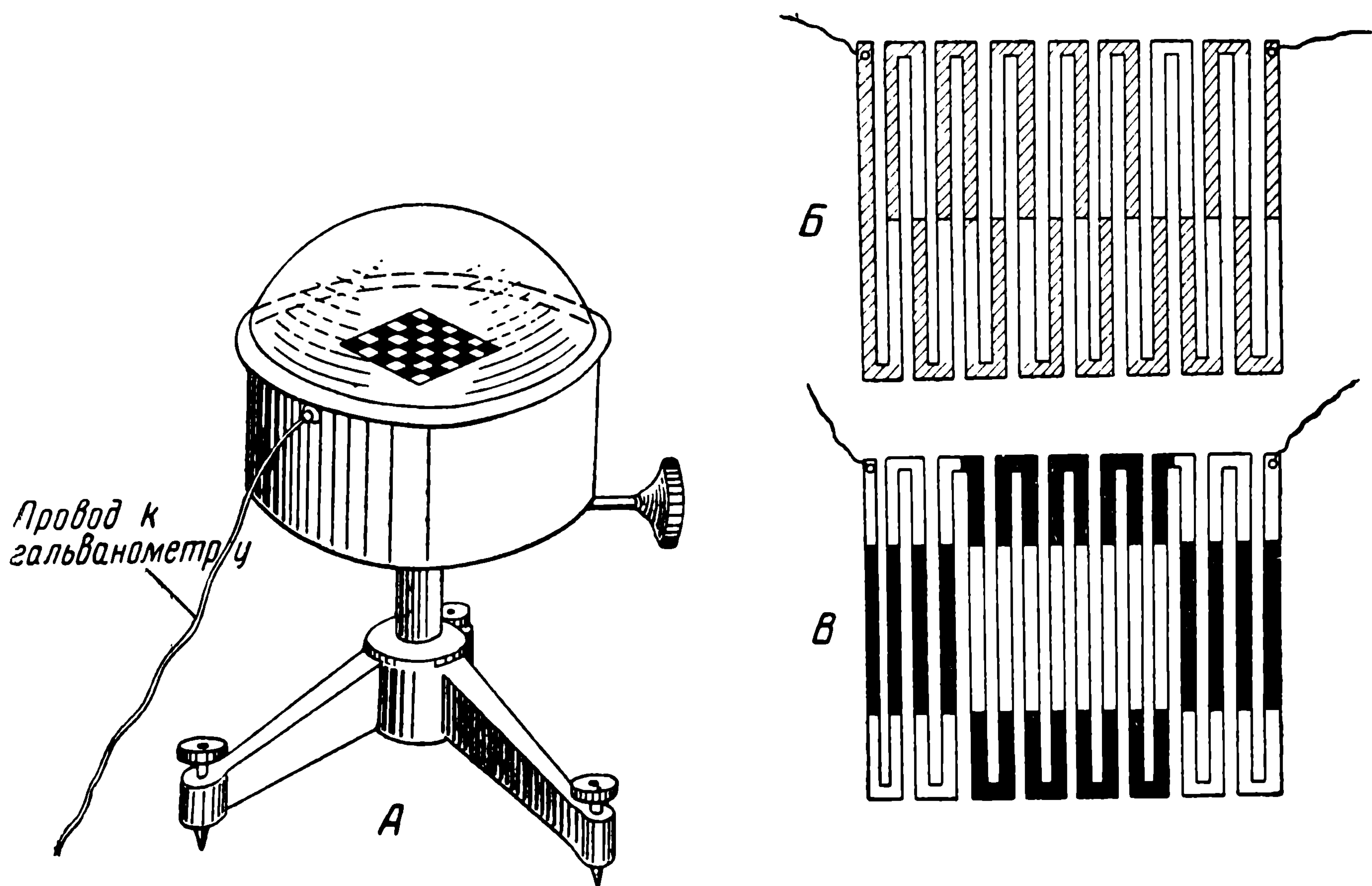


Рис. 48. Пиранометр Янишевского (по Калитину, 1938). *А* — Общий вид. *Б* — Схема соединения термоэлементов. *В* — Схема зачернения термоэлементов.

ния в приборах с бумагой определяется путем сравнения окраски бумаги со стандартом, окрашенным в коричневый тон различной интенсивности, или путем употребления серого стеклянного клинообразного фильтра с делениями (от 1 до 100), которые пропечатываются на бумаге полностью, если сила света велика. Во Всесоюзном электротехническом институте сконструирован прибор с селеновым фотоэлементом, в котором применяются светофильтры, пропускающие и не пропускающие ультрафиолетовые лучи (рис. 49 и табл. 18 — Шкловер, 1950).

Кроме определения интенсивности радиации иногда важно учесть состав света данного источника, т. е. определить его спектр. В этих случаях применяются спектрографы и спектрофотометры различных конструкций.

При изучении связи окраски животных с окраской субстрата ряд исследователей применяли фотометр, Ives tint, который позволяет выражать любую окраску в процентном соотношении трех основных цветов (красный, зеленый и фиолетово-синий).

Вторая часть методики изучения влияния радиации на животных заключается *в создании определенных условий освещения.* При современном состоянии электротехники это легко осуществимо. Возможность употребления электроламп обычного типа, дающих видимый свет и тепловую радиацию любой мощности и яркости, и использования кварцевых ламп, служащих источником ультрафиолетового излучения, позволяет создавать любые комбинации условий освещения. Задача экспериментатора сводится к точному измерению силы света от применяемых источников с целью правильной дозировки. Необходимость пользоваться фотоэлементом — регулятором освещения (Шелфорд, 1929) — при экспериментальной работе почти никогда не возникает.

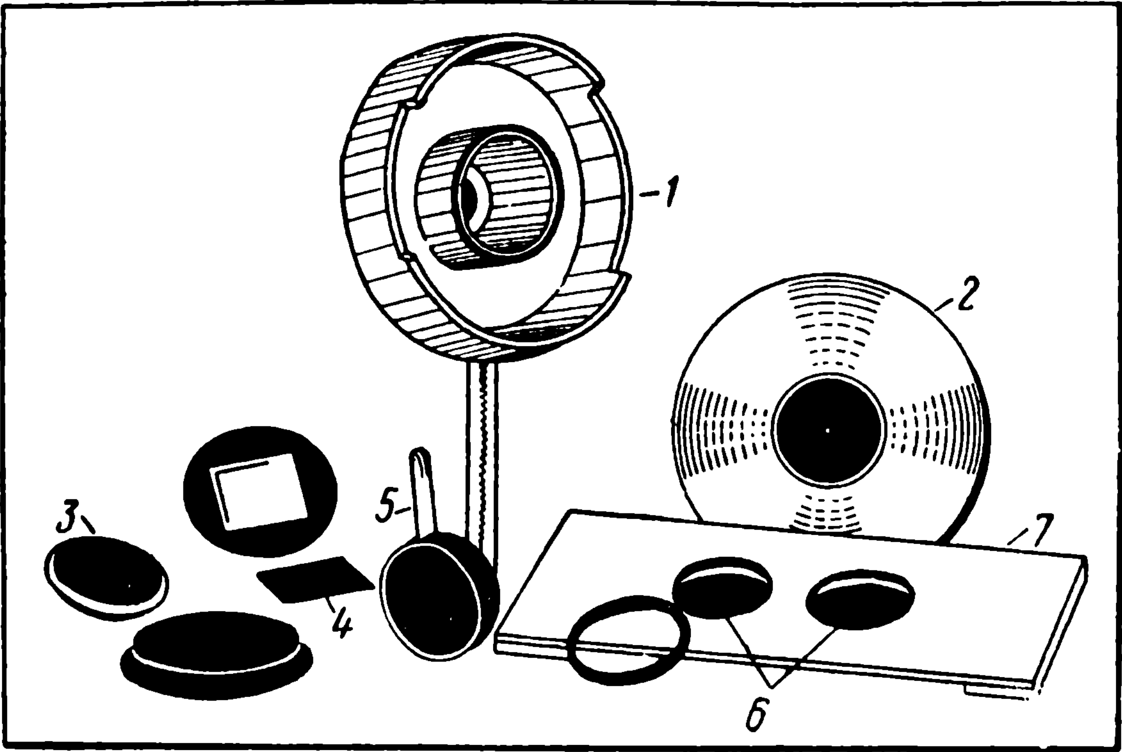


Рис. 49. Селеновый фотоэлемент с набором фильтров для измерения интенсивности ультрафиолетовой радиации (по Шкловеру, 1950).

Все это позволяет, в частности, легко конструировать приборы, в которых создается определенный градиент условий освещения.

Таблица 18

Различные комбинации использования светофильтров (по Шкловеру, 1950)

Границы областей спектра (в mμ)	Стеклянный светофильтр толщиной 2 *мм*	Жидкостный светофильтр толщиной 20 *мм*	Светофильтры для разностных измерений
300—400	УФС—3	$CuSO_4$	—
320—400	УФС—3	—	—
	СЗС—8	—	—
240—340	УФС—1	$CoSO_4$, $NiSO_4$	
	УФС—1	—	Кварц-увиолевое стекло (λ=340 mμ)
240—280	—	$CoSO_4$, $NiSO_4$	Кварц-пленочный фильтр (λ=280 mμ)
280—340	УСУ—1	—	

Опишем лишь два типа таких фотоградиент-приборов для наземных позвоночных. Один применялся нами для изучения предпочитаемого освещения (Калабухов, 1938) и другой — для создания градиента тепловой радиации, использованный в террариуме Московского зоопарка В. В. Черномордиковым (1943).

На рис. 50 изображены фотоградиент-приборы первого типа. Первый из них — замкнутый коридор из дерева, внутренняя сторона которого состоит из набора фильтров, пропускающих определенную часть света, идущего от расположенного в центре источника.

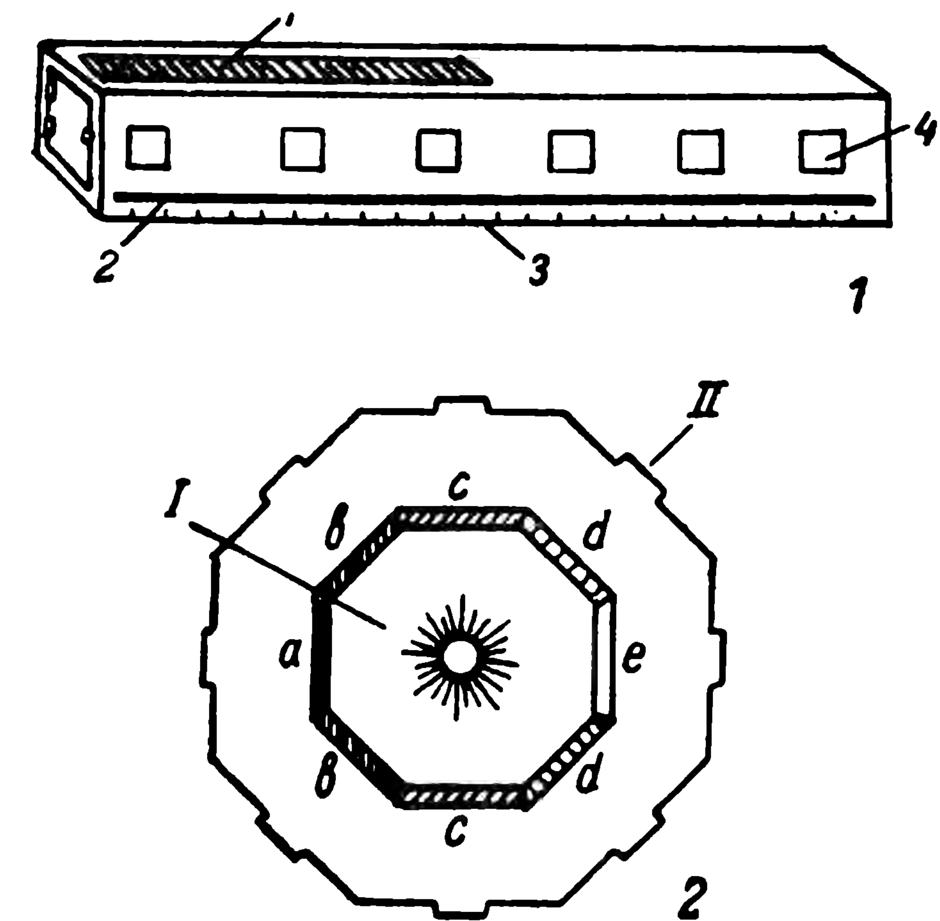


Рис. 50. Фотоградиент—приборы. I. Альтернативный: *1* — стекло. *2* — щель для наблюдения за животными. *3* — шкала. II. Кольцеобразный: *1* — источник света (лампа). *2* — дверка для определения яркости освещения. *a*, *b*, *c*, *d*, *e* — светофильтры.

Фильтры изготовлялись нами в несколько слоев, или фоских пленок, экспонированных на свету в разные промежутки времени и затем проявленных и зафиксированных. Для этой цели можно использовать тонкие пластинки целлулоида или целлофана серого цвета, укладывая их между двумя стеклами в несколько слоев, или фотопленки, применяя их так же как фотопластинки. Секторы прибора распределены таким образом, что темная и светлая части находятся напротив, а между ними с обеих сторон располагаются секторы, в которых яркость света возрастает постепенно (см. рис. 50). С внешней стороны каждого сектора находится отверстие, через которое можно люксметром или фотоэлементом определять яркость освещения, а вдоль всего прибора внизу проходит щель, через которую ведутся наблюдения за животными.

Удобство такого замкнутого прибора заключается в том, что животные не встречают препятствий и могут двигаться по всему прибору, и выбор ими определенных условий освещения можно определять при этом наиболее точно. Однако для крупных видов приготовление такого замкнутого прибора затруднительно, и для них можно использовать линейный, подобный примененному нами (Калабухов, 1938), но с изменением расположения световых точек соответственно приведенной на схеме рис. 50. В этой модификации темный сектор должен быть расположен посередине, а светлые — по краям.

Во всех этих приборах при употреблении мощных ламп, дающих также сильное тепловое излучение, необходимо избежать

создания одновременно и градиента температуры. Для этой цели между лампой и светофильтром следует устанавливать плоские стеклянные банки с периодически сменяемой водой или установить проточную систему.

Опыты в этих приборах производятся таким же путем, как и в термоградиент-приборе Гертера (см. стр. 68), но в темной комнате.

В случаях, когда необходимо создать градиент тепловой радиации (Черномордиков, 1943), пользуются прибором, внутри которого на одном конце установлены мощные лампы или радиаторы-спирали с отражателями (рис. 51). Градиент теплового излучения

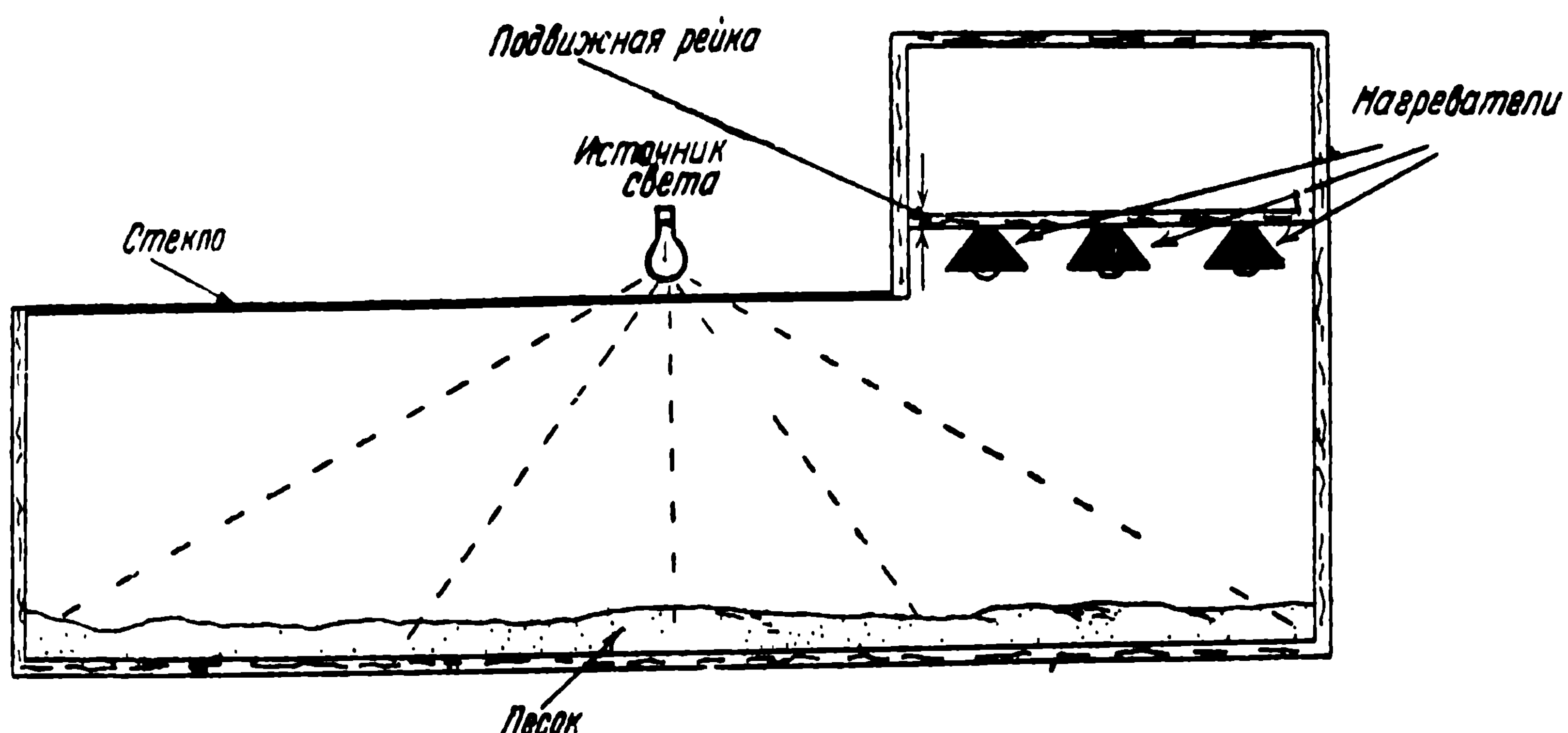


Рис. 51. Градиент-прибор для изучения влияния тепловой радиации (по Черномордикову, 1950).

создается как постепенным изменением угла падения лучей, так и расстоянием от источника радиации. Для определения интенсивности тепловой радиации в приборе в разных его частях пользуются актинометром.

5. Влияние влажности и осадков на жизнедеятельность животных

Влияние влажности воздуха и осадков на наземных позвоночных осуществляется несколькими путями. Прежде всего, низкая или высокая влажность окружающей среды увеличивает или уменьшает величину испарения воды поверхностью тела и легкими животного. Тем самым изменяются потребности пополнения воды в организме. Поэтому потребление воды или содержащей воду пищи обычно возрастает при низкой влажности. Изменение интенсивности испарения в свою очередь влияет на величину теплоотдачи, за счет поглощения водой при переходе в пар так называемой скрытой теплоты испарения, составляющей 530 калорий на 1 $см^3$ (1 $г$) воды. Влажность влияет на терморегуляцию и другим путем, связанным с изменением теплопроводности воздуха в зависимости от степени его насыщения водяными парами. Наконец, действуя на почву и растительность, влажность и осадки косвенным путем играют важную роль в жизни наземных позвоночных. Переходя к

изложению фактических данных по влиянию влажности на наземных позвоночных, необходимо прежде всего ознакомиться с ее основными показателями. Влажность воздуха может быть выражена рядом показателей.

Абсолютная влажность воздуха — показатель количества водяных паров в воздухе, выраженный в давлении этих паров в *мм* ртутного столба (или в *г*, или *см*^{3} воды на *м*^{3} воздуха). Если испарение воды происходит беспрерывно, например, в условиях закрытого сосуда, на дно которого налита вода, то в конце концов величина абсолютной влажности достигает определенного предела насыщения, когда дальнейшие порции водяного пара будут конденсироваться в воду. Эта предельная величина насыщенной влажности определена для каждой температуры и непрерывно растет вместе с ней. Таким образом, чем выше температура воздуха, тем больше паров может содержаться в нем.

Относительная влажность — показатель степени насыщения воздуха парами при данной температуре. Так, например, если при температуре +27,7° абсолютная влажность воздуха равна 2,5 *мм* ртутного столба, а абсолютная влажность насыщения при этой температуре (находимая по таблицам) должна быть 19,47 *мм*, то 2,5 *мм* в процентах от насыщающей влажности (19,47 *мм*) дает 13%.

Оба показателя дают представление о количестве *паров воды в воздухе в данный момент*. Для изучения же действия влажности на животных важно знать не эту величину, а интенсивность испарения с поверхности легких или с поверхности тела. Последняя зависит не только от относительной влажности, но и от температуры, так как при равной относительной влажности воздуха испарение будет идти энергичнее при более высоких температурах.

Поэтому биологу необходимо определять третий показатель состояния влажности воздуха — так называемый *недостаток насыщения*. Эта величина представляет собой *разность между влажностью насыщения при данной температуре и фактической абсолютной влажностью*. Так, если при +21,7° абсолютная влажность равна 2,5 *мм*, а влажность насыщения — 19,47 *мм*, недостаток насыщения равен:

$$19{,}47 - 2{,}5 = 16{,}97 \textit{ мм}.$$

Испаряющая сила воздуха зависит прежде всего от величины показателя недостатка насыщения. Этот показатель и определялся при изучении экологии насекомых (Кожанчиков, 1937). Оказалось, что испарение влаги телом насекомых находится в тесной зависимости от недостатка насыщения. Для исследований по экологии позвоночных этот показатель не использовался, но зато прибором, называемым эвапориметром, определялись непосредственно величины испарения.

Исходя из сказанного выше, можно ожидать, что чем меньше недостаток насыщения, тем меньше животные должны терять влагу через испарение. Особенно очевиден этот эффект при высокой температуре, когда испаряемость велика (см. рис. 6).

Однако, как показали наблюдения, потеря влаги организмом наземных позвоночных при различной влажности воздуха не всегда пропорциональна недостатку насыщения вследствие того, что *потеря влаги у животных происходит разным путем и может регулироваться рядом специальных механизмов* (Слоним, 1937; Гэнн, 1944).

Лишь у земноводных отдача влаги происходит со всей поверхности тела. У пресмыкающихся потеря влаги этим путем отсутствует (кроме некоторых змей), а у млекопитающих осуществляется лишь благодаря наличию специальных потовых желез на поверхности тела, имеющихся у летучих мышей, некоторых видов грызунов, хищников и копытных, обезьян и человека (Слоним, 1937).

Наконец, все позвоночные теряют значительное количество влаги путем испарения с поверхности легких при дыхании (Бенедикт, 1932; Кенди, 1934; Слоним, 1937).

Среди амфибий, поверхность тел которых крайне легко испаряет влагу, имеются формы, обладающие способностью задерживать испарение (жабы, чесночницы — Холл и Рут, 1930; Иваненко, 1940; Динесман, 1943). Еще значительнее выражена способность регулировать потерю влаги испарением у пресмыкающихся, птиц и млекопитающих, у которых испарение влаги может осуществляться лишь при действии специфических механизмов — открытие потовых желез, учащенное дыхание, опускание языка из полости рта

Таблица 19

Понижение температуры тела у разных видов земноводных и пресмыкающихся при разной влажности и при температуре воздуха + 20° (по Холлу и Руту,—1930)

Вид	Относительная влажность				
	7	25	50	75	95—100
Тритон—*Plethodon glutinosus*	—9, 2°	—6,34°	—4,62°	—2,54°	—0,29°
Лягушка—*Rana pipiens*	8, 6°	—6,75°	—4,63°	—3,01°	—0,13°
Жаба—*Bufo fowleri*	—7,33°	—5,31°	—3,98°	—2,48°	—0,74°
Ящерица—*Sceloporus undullatus*	—0,73°	—0,70°	—0,15°	+0,3°	+0,64°
Фринозома—*Phrynosomasp.* .	—0,77°	—0,02°	+0,11°	+0,9°	+0,38°
Водная черепаха—*Chrysemys marginata*	—0,72°	+0,57°	+0,52°	—0,41°	—0,12°
Наземная черепаха — *Cistudo major*	—0,34°	—0,23°	—0,11°	0,00°	+0,15°
Аллигатор — *Alligator mississippiensis*	—0,3°	—0,26°	—0,15°	—0,08°	+0,18°

и т. д. Естественно, что испарение животными влаги играет большую роль в физической терморегуляции.

Наиболее резко этот эффект испарения можно наблюдать у земноводных. Холл и Рут (1930) приводят интересные данные о

влиянии разной влажности воздуха при постоянной температуре (+20°) на температуру тела у различных видов земноводных и пресмыкающихся (см. табл. 19 и рис. 52 и 53).

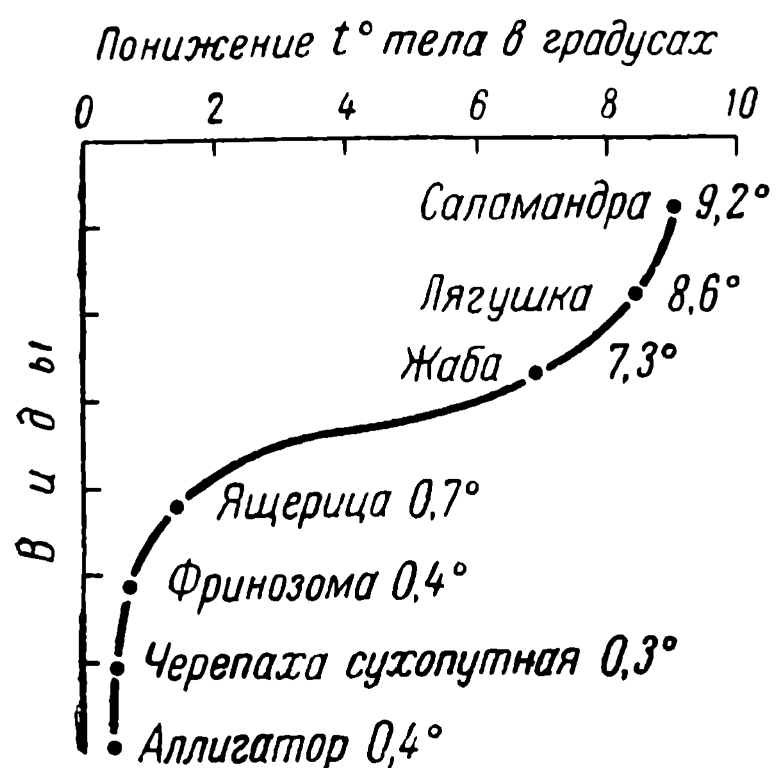


Рис. 52. Понижение температуры тела у разных видов пресмыкающихся и земноводных при изменении влажности воздуха от 100% до 70% при 20° (по Холлу и Руту, 1930).

Динесман (1941) показал, что терморегуляторный эффект низкой влажности воздуха можно наблюдать у земноводных (чесночницы — *Pelobates fuscus*) в естественных условиях, причем понижение температуры их тела происходит на несколько градусов. Данные о значении испарения влаги в терморегуляции гемотермных позвоночных приведены выше (см. рис. 6 и 7). Напомним лишь, что так как испарение 1 *г* воды вызывает поглощение 530 калорий, этот терморегуляторный эффект при низкой влажности воздуха играет крайне важную роль. Так, например, человек испаряет за сутки около 500—600 *г* воды с поверхности кожи и 350 *г* с поверхности легких, тем самым теряя около 450500—503500 калорий (Ремизов, 1934) Так как испарение влаги при высокой температуре защищает животных от перегревания (см. выше), то, очевидно, что при низкой влажности воздуха гибель от перегревания будет происходить не так скоро, как при высокой. Так, домовые воробьи, содержавшиеся без корма при температуре воздуха +40,0° — +40,6° и относительной влажности 20,5% погибали в среднем через 6—8 часов, тогда как жившие при той же температуре, но при 77,1% относительной влажности гибли через 3,3 часа. Содержавшиеся при низкой влажности уменьшились в весе за счет потери влаги к моменту смерти больше (17,6%), чем находившиеся при высокой влажности (8,0% веса). Это своеобразное и на первый взгляд кажущееся необычным действие влажности воздуха на температуру тела и выживание животных при высокой температуре крайне важно учитывать. Именно низкая влажность воздуха при высокой температуре в степях, полупустынях и пустынях летом позволяет наземным позвоночным предотвращать перегревание тела сильным испарением как с поверхности легких, так и (у земноводных и млекопитающих, имеющих потовые железы) с поверхности кожи. При низкой температуре высокая влажность воздуха также играет неблагоприятную роль, так как влажный воздух между шерстью и перьями, обладая большой теплопроводностью, повышает теплоотдачу и облегчает быстрое охлаждение животных. Охлаждение животных вызывает также смачивание перьев или ме-

ха. Стрельников (1933), увлажняя мех полевок (*Microtus arvalis* и *Lagurus lagurus*), наблюдал у них понижение температуры тела до +15° — +16° Рюмин (1939) таким же образом легко охлаждал взрослых чаек (*Larus ridibundus*) до температуры тела +25°— +23°

Лауреат Сталинской премии зоотехник Г И. Алексеева показала, что высокая влажность воздуха крайне неблагоприятно влияет на развитие и рост домашних свиней, не только нарушая терморегуляцию у поросят, но и способствуя распространению среди них инфекционных заболеваний, возбудители которых дольше сохраняются во влажных условиях, чем в сухой атмосфере (Алексеева, 1941, 1948).

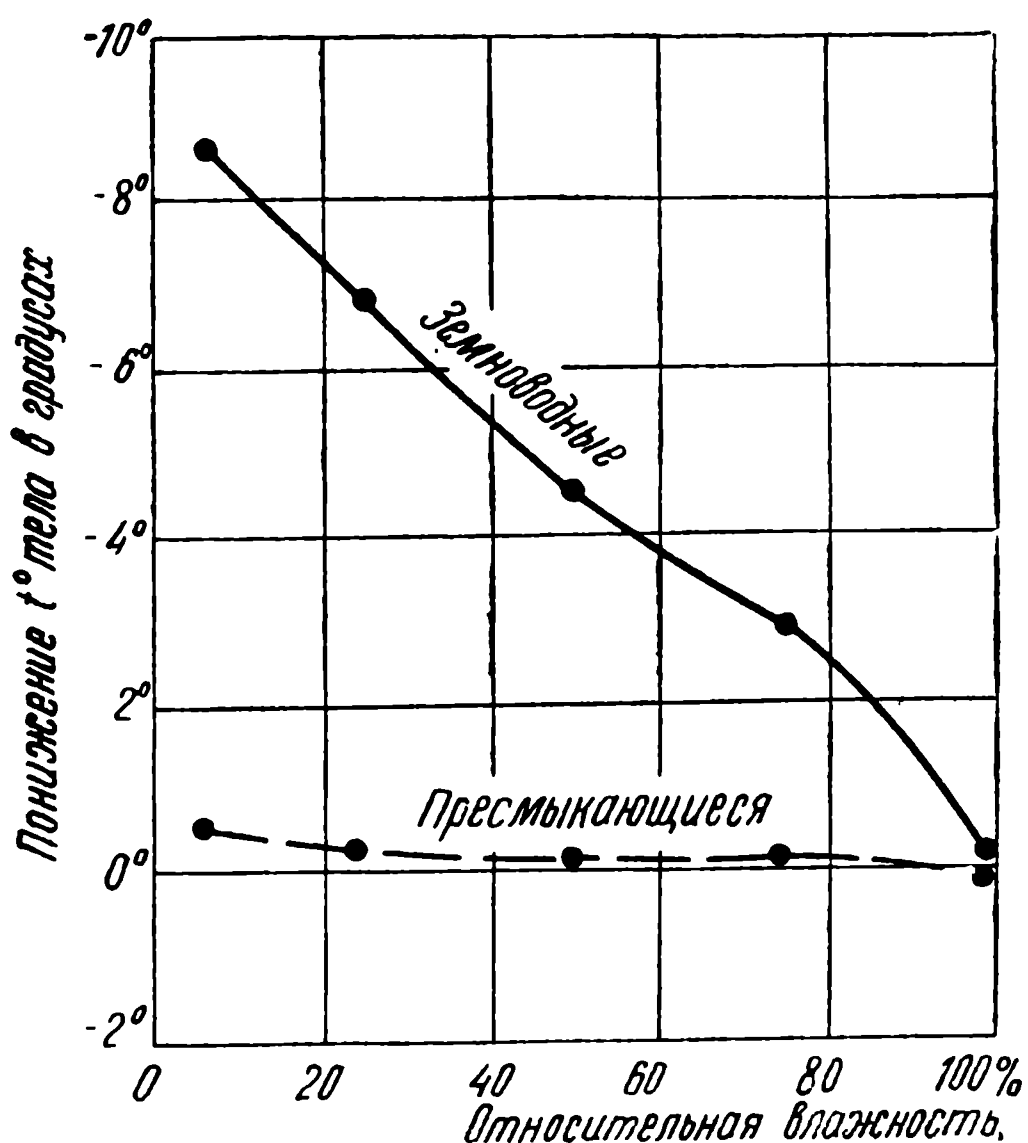


Рис. 53. Понижение температуры тела у земноводных и пресмыкающихся при разной влажности воздуха (по Холлу и Руту, 1930)

Так как действие влажности воздуха тесно связано с температурой среды, был сделан ряд попыток связать распространение определенных форм животных с условиями температуры и влажности. Болл (1910) предложил характеризовать условия температуры и влажности определенного района особым графиком, названным им климограммой. Этот график составляется на основании средних месячных температур и относительной влажности; каждая точка его соответствует данным для одного месяца. График строится так, что по оси ординат наносятся температуры, а на оси абсцисс — влажность. Образующаяся замкнутая фигура ограничивает предел колебаний средней месячной температуры и влажности для данного района. Сопоставляя такие графики для районов, где данный вид встречается, и для мест, где он отсутствует, можно установить, связано ли его распределение с определенным сочетанием температуры и влажности.

Климограммы можно строить и для определенных сезонов, сравнивая, например, режим мест зимовки и мест гнездования для перелетных птиц, места, в которых проводят разные сезоны млекопитающие, совершающие сезонные передвижения. Они пригодны и для данных, отражающих условия определенного времени суток (например, ночные температуры). Но, как и следовало ожидать, климограммы, построенные по средним данным об изменении макро-

климата, не могли дать четкой картины о зависимости животных от внешних условий, и в последнее время их применяют сравнительно мало. Климограммы же с показателем недостатка насыщения пока никем не применялись * Все же некоторые данные о связи распространения определенных видов с условиями влажности имеются. Так, например, по Леману, верблюды распространены в зоне, абсолютная влажность воздуха в которой в среднем равна примерно 11—12 *мм* ртутного столба (Фридерикс, 1932).

Наоборот, косуля (*Capreolus pygargus*) встречается в местах с самой различной влажностью воздуха.

Очень большую роль, повидимому, играет различие в условиях влажности в различных местообитаниях и убежищах, в которых животные проводят различное время суток. Так, например, в норах, дуплах и других убежищах, где днюют ночные животные, влажность выше, чем на открытом воздухе. Так, в 2 крысиных норах недостаток насыщения в течение дня колебался от 1,4 до 12,1 *мм* ртутного столба, в то время как на открытом воздухе, в помещении, куда выходили эти норы, он изменялся от 9,2 до 18,0.

Также резко отличаются условия влажности в растительном покрове и на открытом месте. По Гейгеру (1931) в солнечный и безветренный день в июле 1920 г. при температуре воздуха +29° относительная влажность воздуха в разных условиях была следующей:

на высоте	2 *см*	среди злаков и *lysimachia*	. —96%
„	13 *см*	„ клевера . . .	—78%
„	100 *см*	на открытом воздухе	. —57%

Скорость испарения зависит не только от недостатка насыщения воздуха парами воды, но и от силы ветра. Так, при одной и той же температуре (+22,2°) и относительной влажности (53%) различная сила ветра вызывала следующее изменение интенсивности испарения с поверхности в 1 *см*²:

Скорость ветра в метрах в секунду	Испарение воды в *см*³ за 1 час
0,026	0,40
0,052	0,75
0,102	1,50
0,208	2,00
0,416	2,60

Наконец, крайне важную роль в жизни наземных позвоночных играет влажность субстрата, в котором они делают свои убежища. Определенная влажность почвы характеризует местообитания целого ряда видов земноводных, пресмыкающихся, птиц и млекопи-

* Существенный недостаток климограмм заключается в том, что они отражают среднее (многолетнее) состояние метеорологических условий в будке 2 *м* от поверхности земли, а не в местах, реально обитаемых тем или иным видом животных. Для последних решающее значение часто имеют не средние условия, а отклонения от них и частота таких отклонений. *(Примечание редактора)*.

тающих, имеющих свои убежища и гнезда в почве или на ее поверхности. Степень влажности почвы играет, видимо, важную роль, изменяя микроклимат убежищ и гнезд этих животных. Более легкое охлаждение или даже смачивание животных в норах во влажной почве является основным препятствием к их поселению в этих условиях. Для ряда видов земноводных и пресмыкающихся, впадающих зимой в оцепенение и проводящих период спячки в состоянии переохлаждения, эта высокая влажность может повлечь за собой другой гибельный эффект — индукцию образования льда в их организме. Наконец, многие виды выбирают определенные условия влажности вследствие связи с ней растений или животных, служащих им пищей (например, подземные грызуны — слепыш и цокор, а из насекомоядных — крот).

Влажность воздуха и почвы зависит в свою очередь от количества выпадающих осадков. Роль этого фактора чрезвычайно велика главным образом потому, что количество осадков и их распределение во времени определяет обилие растений и состояние растительного покрова, наличие и количество воды для питья, длительность сохранения снежного покрова и его высоту и многое другое. Непосредственное действие осадков на наземных позвоночных играет менее значительную роль. Лишь в период сильных и продолжительных дождей и ливней, когда вода проникает в их убежище, этот фактор непосредственно вызывает гибель мелких зверьков, птиц и рептилий. Особенно губительны такие дожди в сочетании с низкой температурой. Они часто вызывают массовую гибель мелких позвоночных весной и осенью.

Более значительно влияние дождей на жизнедеятельность птиц и млекопитающих через посредство растительности, служащей им пищей. Хорошо известно, что наступление засухи вызывает перемещение животных в места, где растительность сохранилась. Так переселяются антилопы и другие копытные в степях Африки. Суслики во время засухи передвигаются с возвышенных мест с выгоревшей травой в низины, где сохранилась свежая растительность (Калабухов и Раевский, 1935). Такого же рода передвижения наблюдали у полевки (*Microtus arvalis*) (Н. Наумов, 1936 и С. Варшавский, 1937). Наоборот, сухолюбивые виды грызунов (например, степная пеструшка — *Lagurus lagurus*) в период обилия осадков переселяются на возвышенные сухие места (Наумов, 1936).

Некоторые виды пресмыкающихся и млекопитающих, которые питаются растениями, в период высыхания растительности впадают в летнюю спячку. Этот факт был впервые установлен для пресмыкающихся известным зоологом, профессором Харьковского университета А. М. Никольским (1909) для степной черепахи (*Testudo horsfieldi*), а затем для некоторых видов сусликов, в частности для песчаного и малого (*Citellus fulvus Licht* и *C. pygmaeus* — Кашкаров и Лейн, 1927; Калабухов, 1929). Кормлением сухой пищей удалось вызвать это состояние у песчаного и малого суслика в эксперименте (Калабухов, 1929). В период засухи впадают в

летнее оцепенение и африканские насекомоядные тенреки (*Centetes ecaudatus*) прямой причиной спячки которых, видимо, служит исчезновение растительноядных насекомых, служащих им пищей (Калабухов, 1946).

У ряда влаголюбивых видов недостаток влаги в пище вызывает также депрессию размножения. Так, Наумов (1948) установил, что при кормлении сухой пищей полевки (*Microtus arvalis*) перестают размножаться в неволе, в то время как степные пеструшки (*Lagurus lagurus*) не изменяют интенсивности размножения при недостатке влаги в пище. Видимо, сезон размножения многих степных и пустынных видов копытных (например, антилоп) тоже приурочен к влажному сезону года (рис. 54). Проф. Д. Н. Кашкаров с несомненностью показал зависимость цикла размножения каракульской овцы от периодики вегетации степных растений, связанной в свою очередь со временем обилия осадков*

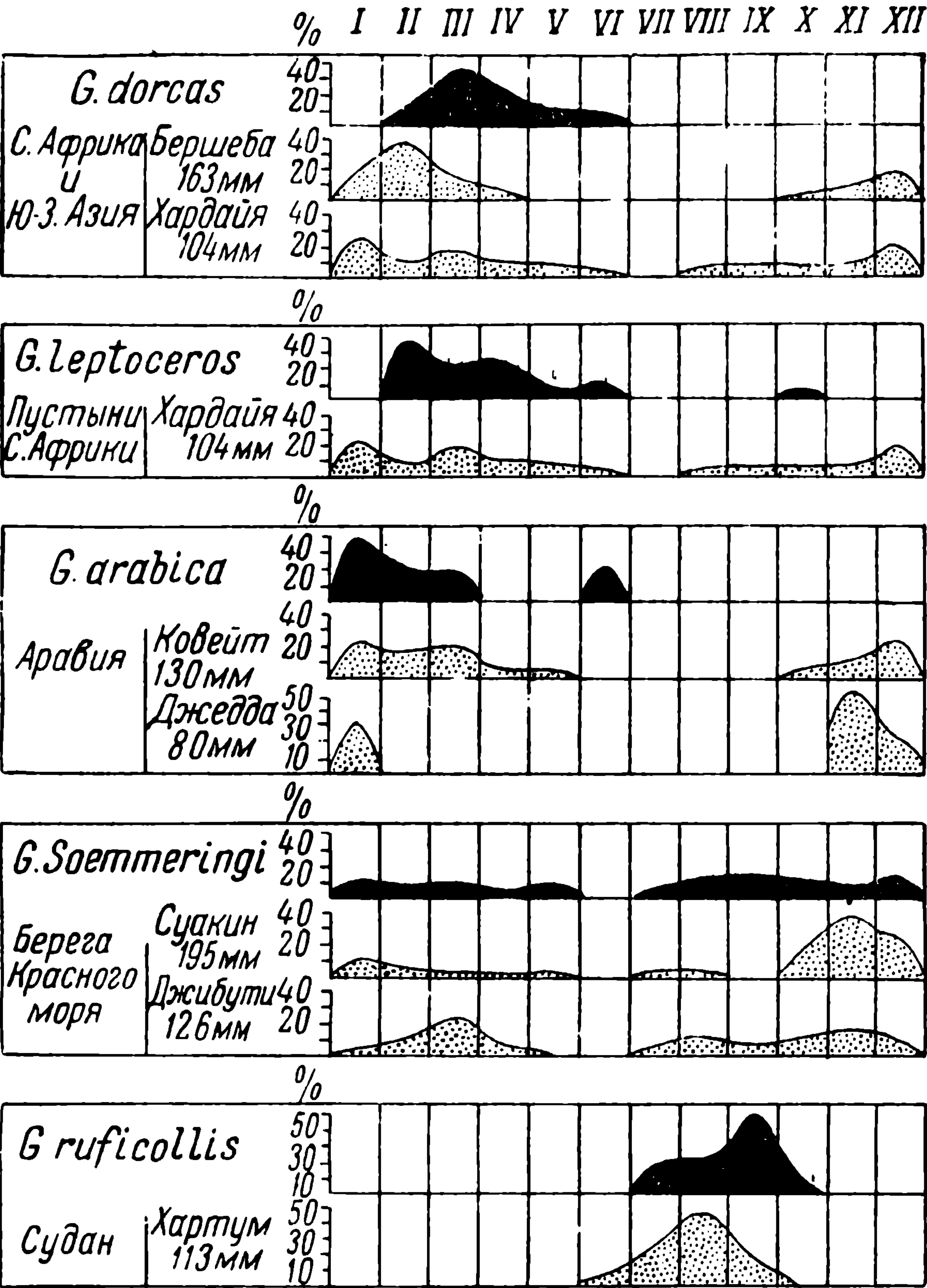


Рис. 54. Связь периода размножения разных видов антилоп с периодом дождей (по Флоуэру, из Кашкарова, 1945). Черным показан сезон размножения и его интенсивность, пунктиром — время выпадения осадков и их величина.

Большую роль в жизни птиц и млекопитающих играют осадки, выпадающие зимой в виде снега. Снежный покров, закрывая почву, играет для некоторых видов защитную роль, для других он неблагоприятен (Формозов, 1946). Так, полевки, делая под снегом ходы, беспрепятственно передвигаются на большие расстояния, в то время как мыши, ходящие по поверхности снега, легко погибают от хищников (Варшавский, 1937). Большую роль играет снеж-

* Академик Н. М. Кулагин (1936, 1939) установил, что обилие влажных компонентов в кормовом рационе свиней резко повышает их плодовитость.

ный покров как маскирующий фон в жизни животных, меняющих зимой ярко окрашенный летний мех или перья на белые (джунгарский хомячок, зайцы, белая куропатка, многие хищники: песцы, ласки, горностаи, полярные совы).

Убежища, устраиваемые животными в снегу, предохраняют их также от охлаждения, так как снег является плохим проводником тепла. Толщина снежного покрова влияет на температуру почвы и расположенных в ней нор, гнезд и др. убежищ животных.

Для некоторых видов, в частности для зерноядных и насекомоядных птиц, снежный покров является неблагоприятным фактором, скрывающим их пищу. Станчинский (1926) указывает, что хохлатый жаворонок не встречается в районах, где снежный покров лежит более 140 дней в году. Выпадение снега весной после прилета некоторых видов птиц также вызывает их гибель. Фридерикс (1931) указывает, что выпадение снега в апреле вызвало в окрестностях Ростока (Пруссия) гибель чибисов (*Vanellus cristatus L.*). Приспособления наземных животных к передвижению по снегу и к его раскапыванию, в частности, выражено в специфической структуре конечностей (лапы белых куропаток и зайца-беляка, «копыта» ошейникового лемминга и т. д.). Очень много важных данных по этому вопросу собрано Формозовым (1946)

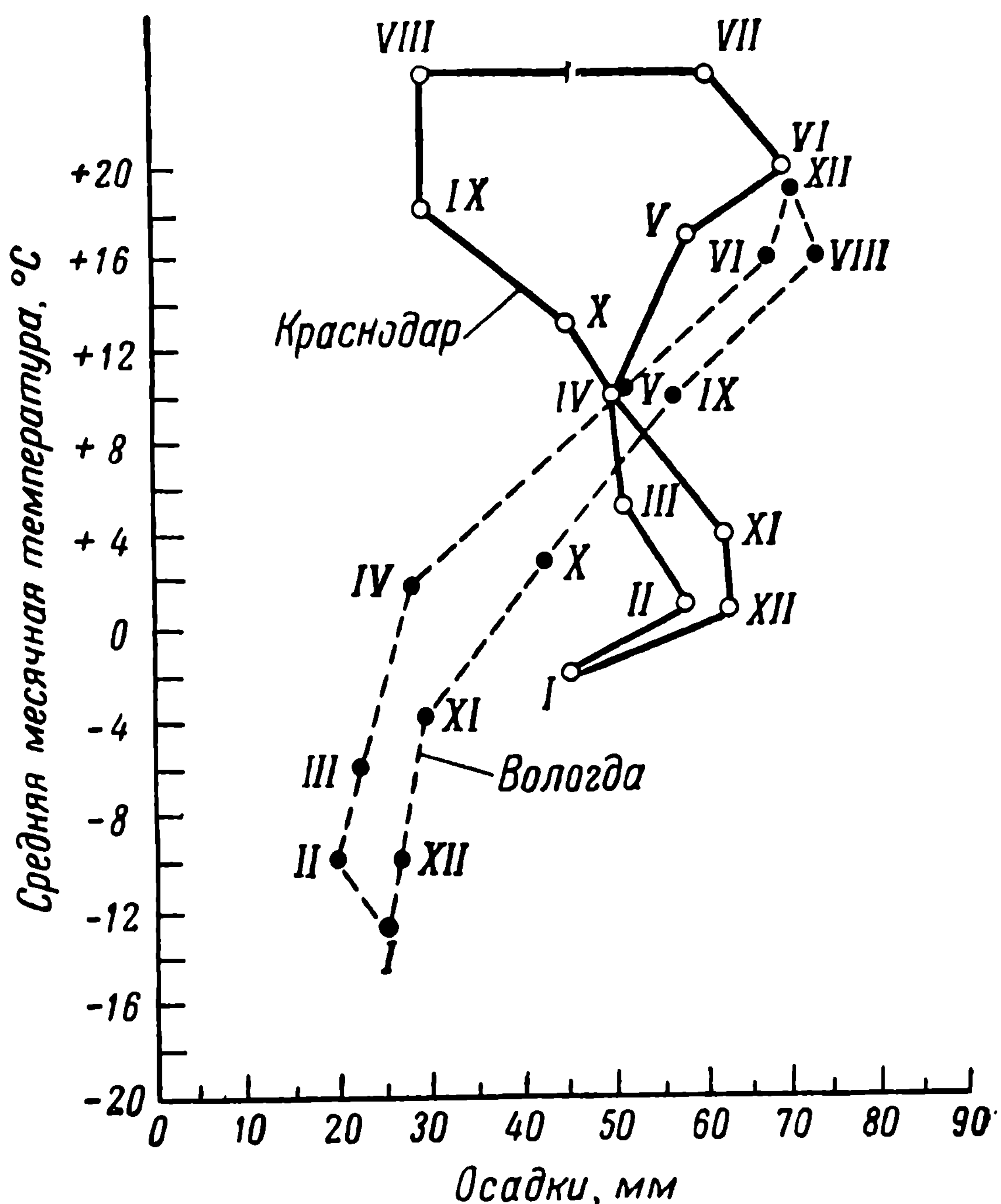


Рис. 55. Климограммы, характеризующие годовой ход сочетания температуры и осадков.

Важная роль осадков в жизни животных привлекла внимание ряда авторов, которые предложили анализировать значение этого фактора вместе с действием температуры путем построения специальных климограмм. При их построении по оси ординат откладывают среднюю месячную температуру, а по оси абсцисс — количество осадков за месяц (рис. 55). Такие графики были использованы для характеристики условий обитания разных видов животных (Кашкаров, 1931, 1945). Иногда климограммы строят по иному, беря данные о средних месячных температурах и месячные ко-

личества осадков, но откладывая по оси абсцисс месяцы года (рис. 56). Формозов (1934), исходя из сходного принципа, предложил отлагать на климограмме положительные температуры выше начала координат, а отрицательные температуры — по продол-

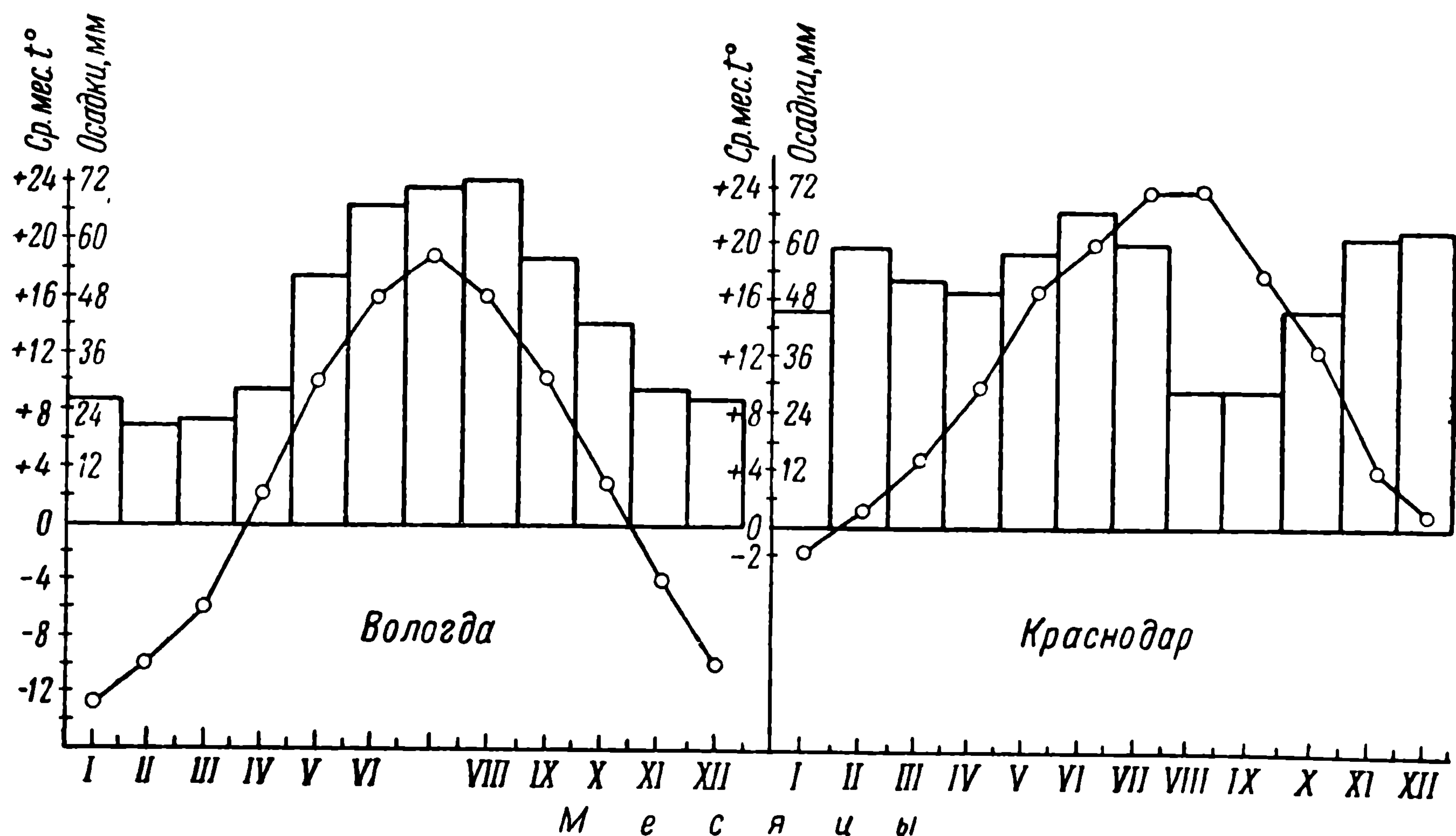


Рис. 56. Климограммы по Бремеру (из Кашкарова, 1945).

жению оси ординат вниз. Наоборот, осадки, выпавшие летом, Формозов предложил наносить вниз от начала координат, а снег — вверх (рис. 57).

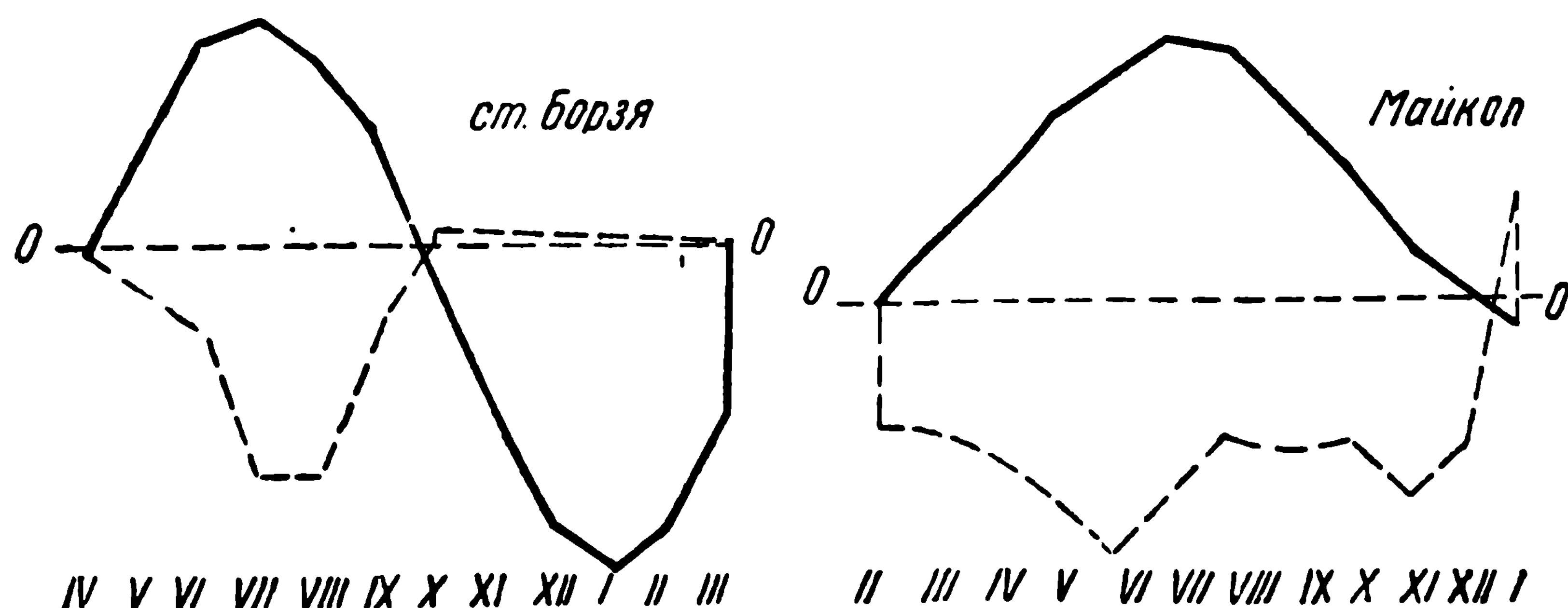


Рис. 57. Климограммы по Формозову (1934).

6. Методика изучения влияния влажности на животных

Измерение влажности воздуха. Наиболее часто для экологических целей применяются психрометры, представляющие собой два точных термометра с делением до 0,2—0,1°, прикрепленных к общей шкале. Поверхность шарика одного из них увлажняется полоской батиста, опущенной в стаканчик (рис. 58). При полном на-

сыщении воздуха водяными парами, величина испарений с поверхности обоих термометров одинакова, и они показывают одну и ту же температуру. При уменьшении содержания водяного пара в воздухе испарение с поверхности влажного шарика выше, и оно

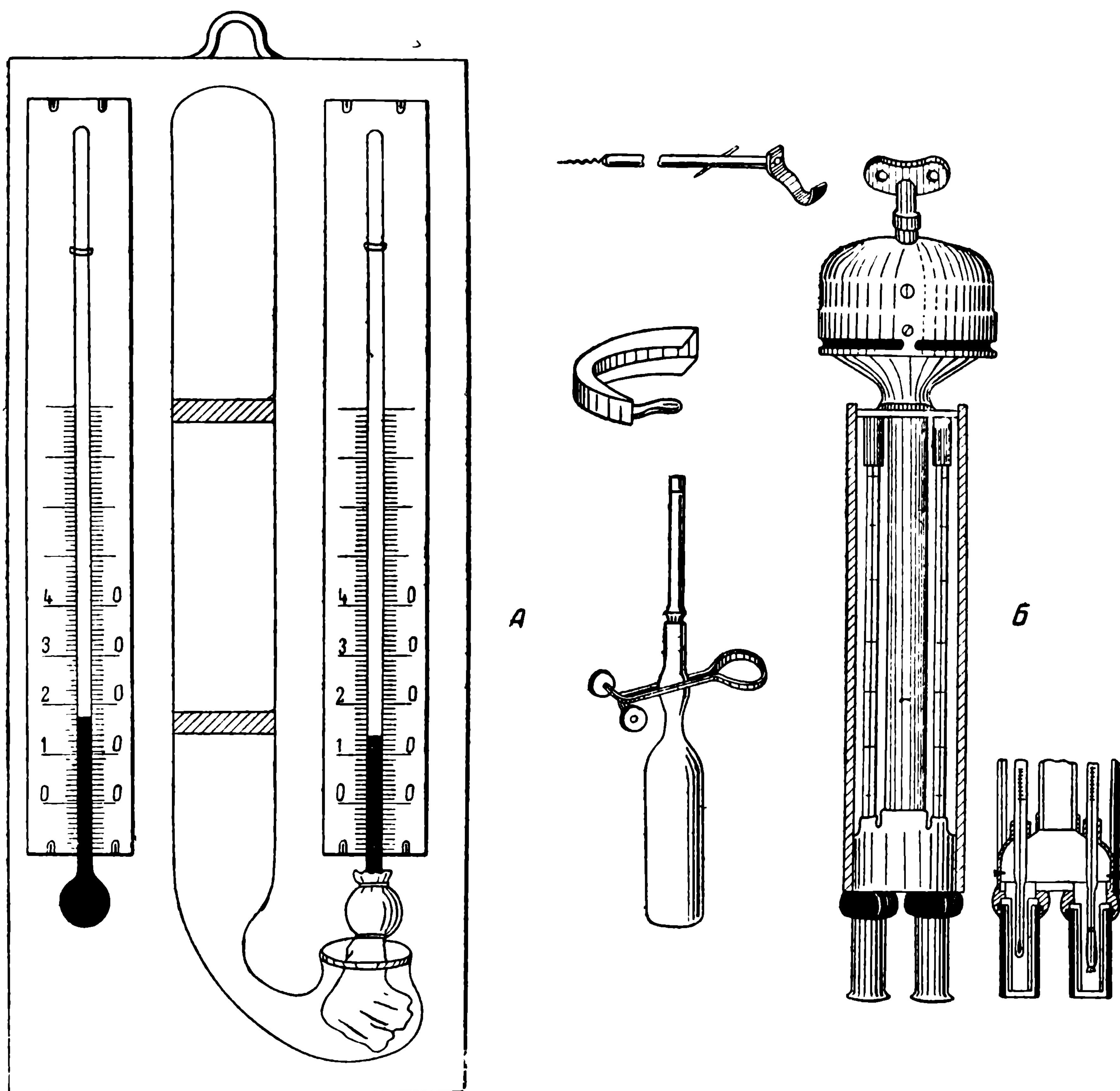


Рис. 58. Психрометры: *А* — Августа — большая модель. *Б* — Ассмана — малая модель.

происходит тем быстрее, чем ниже относительная влажность воздуха, и вызывает понижение температуры влажного термометра, тем более значительное, чем ниже влажность.

Наиболее часто употребляются психрометры Августа, монтирующиеся на деревянных дощечках со стеклянной трубочкой для воды. Психрометры Августа бывают двух размеров: большая модель (рис. 58 А) с термометрами, длиной около 25 *см*, и малая, длина термометров которой равна 12,5 *см*. Последняя наиболее удобна для экологических исследований. Но так как на интенсивность испарения воды кроме влажности, или, точнее, недостатка насыщения, влияет также скорость движения воздуха (см. стр. 106),

психрометр Августа при большой силе ветра дает неточные показания. Поэтому им следует пользоваться при неподвижном воздухе или при слабом ветре, защищая психрометр от действия ветра. Для определения влажности в иных условиях используется аспирационный психрометр (также имеются большая и малая модели), шарики термометров которого помещены в трубках, через которые с постоянной скоростью проходит воздух, приводимый в движение маленьким вентилятором (рис. 58 б).

При пользовании психрометром для получения точных данных, необходимо смачивать батист дистиллированной или дождевой водой и лишь в крайнем случае кипяченой, чтобы избежать накопления растворенных в воде солей на ткани, покрывающей шарик термометра. Вычисление абсолютной влажности воздуха по разности температуры двух термометров производится по формуле; $f=F_1-l(t-t_1)H$, где f — искомая величина абсолютной влажности (в *мм* ртутного столба) при данной температуре (t_1), F_1 влажность насыщения при температуре t_1 и l — коэфициент теплоотдачи при испарении, изменяющийся от движения воздуха. При неподвижном воздухе в комнате он равен 0,00128, при незначительном движении воздуха в большом помещении — 0,00100 и вне помещения при полном отсутствии ветра — 0,00090. H — барометрическое давление в миллиметрах ртутного столба. Для психрометра Ассмана, в трубках которого скорость движения воздуха постоянна, пользуются следующей формулой:

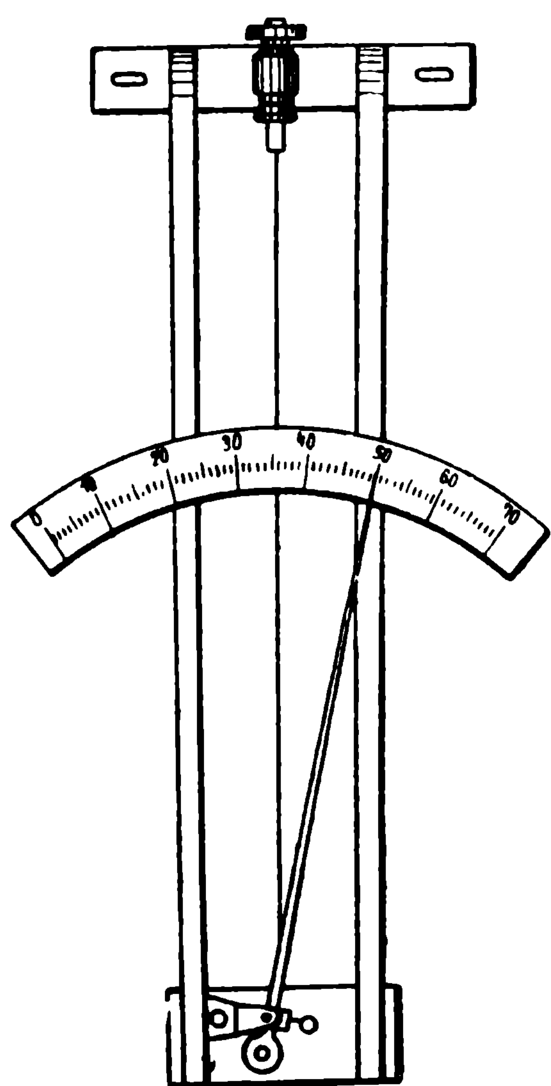


Рис. 59. Гигрометр волосяной Соссюра (по Гайворонскому и Аверкиеву, 1949).

$$f=F_1-\frac{1}{2}-(t-t_1)\frac{H}{755}$$

(обозначения те же, что и в предыдущей формуле). Для вычисления влажности можно пользоваться уже готовыми психрометрическими таблицами для психрометров Августа и Ассмана (см. приложение).

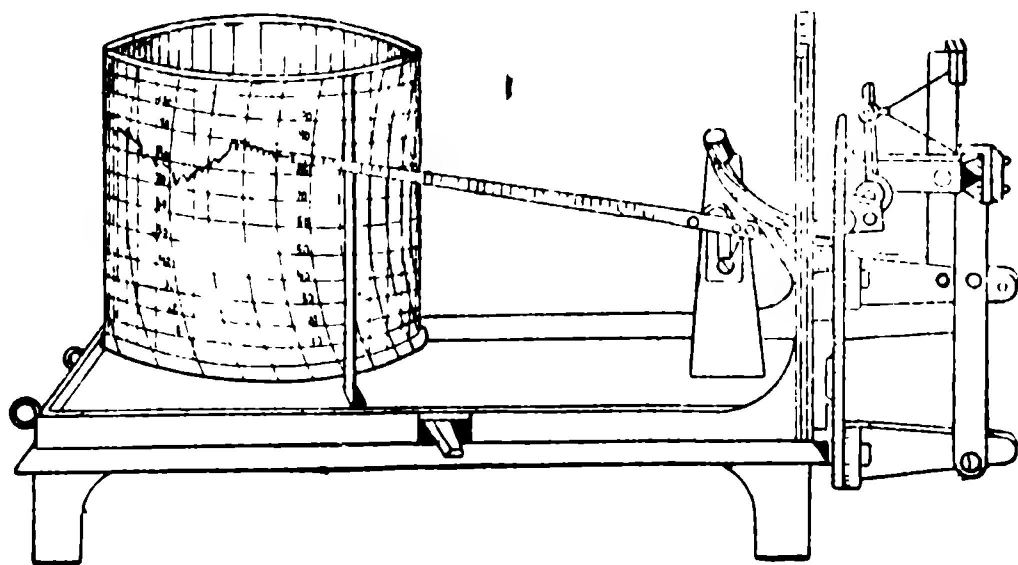
Вследствие образования льда употребление психрометров затруднительно при температуре ниже 0° В этих условиях пользуются обычно *волосяными гигрометрами* *.

Волосяной гигрометр Соссюра представляет собой небольшой штатив, на котором натянут перекинутый через блок обезжиренный волос, к которому прикреплена стрелка, двигающаяся по дугообразной шкале (рис. 59). Увеличение или уменьшение влажности

* В настоящее время в психрометрических таблицах, издаваемых метеорологической службой, приведены расчеты для определения влажности воздуха психрометром и при температурах ниже 0°, что позволяет использовать приборы и в этих условиях. (*Примечание редактора*).

воздуха вызывает удлинение или сокращение волоса. Гигрометр периодически следует проверять по психрометру, устанавливая стрелку гигрометра на определенном делении шкалы. Показания гигрометра значительно менее точны, чем данные, получаемые посредством психрометров.

Волосяной гигрограф, обладая теми же недостатками, что и волосяные гигрометры, все же является одним из наиболее удобных приборов для непрерывной регистрации изменений влажности воздуха (рис. 60). Пучок обезжиренных волос в гигрографе соединен с рычажком пера самопишущего прибора и изменения влажности вызывают соответствующие перемещения конца пера на барабане с часовым механизмом. При градуировке прибора в соответствии с делениями стандартной бумажной ленты, одеваемой на барабан, необходимо, как и для гигрометра Соссюра, сравнить показания гигрографа с психрометром и изменить в нужном направлении длину волосяного пучка, пользуясь винтом, закрепляющим его вверху (см. рис. 60).



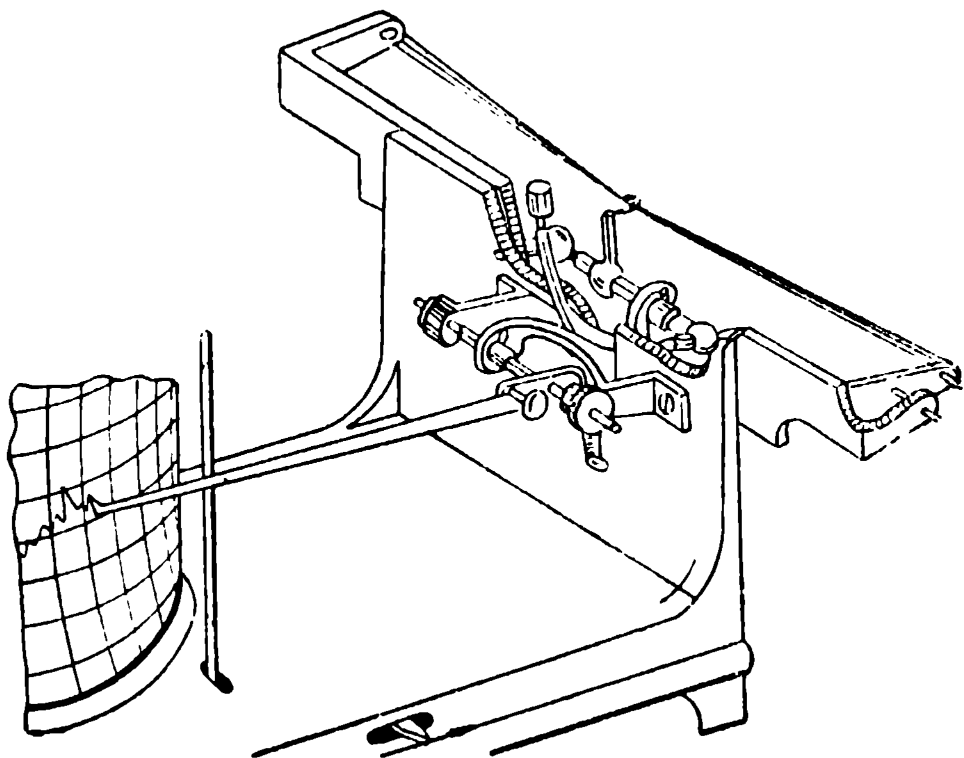


Рис. 60. Гигрограф (по Мальченко, 1947, Гайворонскому и Аверкиеву, 1949).

Снаружи волосяной пучок и выступающая часть рычага защищены футляром из проволочной сетки, а регистрирующая часть — металлической крышкой.

Недостатком психрометров и гигрометров, описанных выше, является затруднительность или даже невозможность пользоваться ими для измерения влажности в различного рода убежищах животных, например, в гнездах или норах. С этой целью экологи используют способ измерения влажности «по точке росы». Этот прибор (рис. 61) представляет собой стеклянный сосуд (C), в который вставляется другой, несколько меньших размеров, с посеребренной поверхностью *. Во внутренний сосуд введен термометр (F),

* Вместо посеребренного внутреннего стеклянного сосуда можно употреблять отрезок медной, хорошо начищенной, запаянной на одном конце трубки, например, медную гильзу патрона и т. п.

трубочка, в которую наливается эфир (G), и вторая, через которую он может испаряться (E). Полость большого сосуда соединена с поглотителем пыли B (трубка с парафиновым маслом или ватой). Через него в сосуд поступает воздух, влажность которого измеряется. Воздух втягивается в приборе через вторую трубку (H), обычно ртом. После того как воздух наполнит прибор, о чем можно судить по установлению постоянной температуры, которая отмечается (t_1), во внутреннюю часть прибора наливается эфир, который испаряясь, вызывает сильное охлаждение. Это понижение температуры вызывает увеличение влажности воздуха и в определенный момент, когда она достигает предела насыщения, — образование мельчайших капелек конденсата (росы) на сразу тускне-

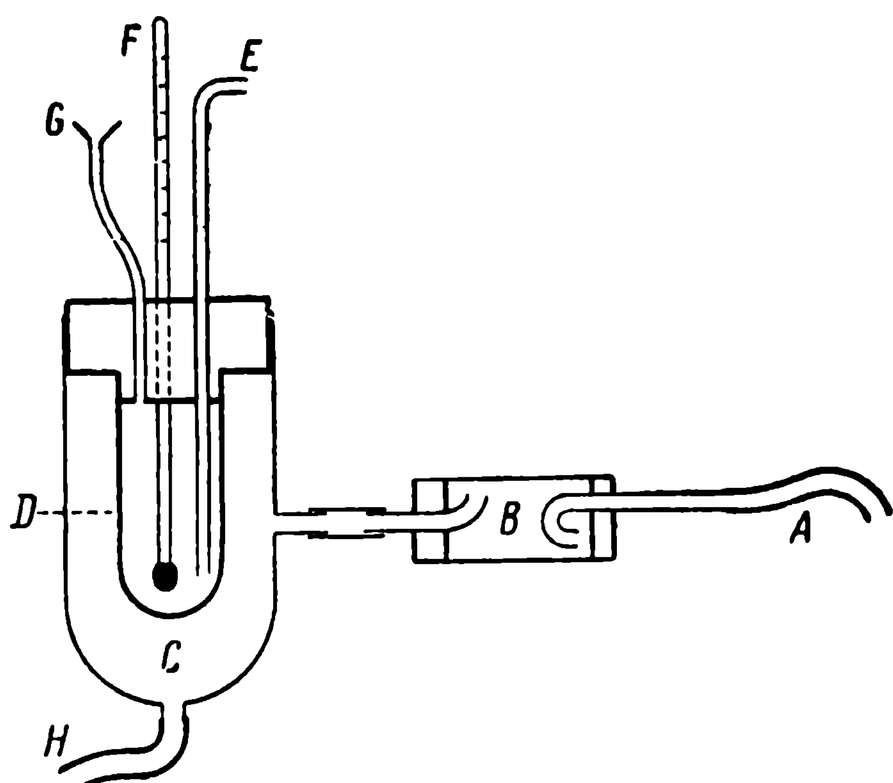


Рис. 61. Прибор для определения влажности по точке росы (объяснения в тексте).

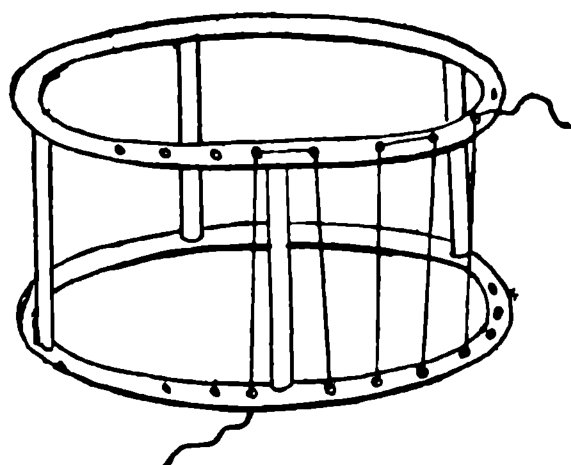


Рис. 62. Волосяной гигрометр для весового определения влажности.

ющей посеребренной поверхности. В этот момент во второй раз отмечается температура воздуха (t_2). По таблице находят величину влажности насыщения (в *мм* ртутного столба) при температуре t_2 и тем самым определяют искомую величину абсолютной влажности. Чтобы вычислить величину относительной влажности или недостатка насыщения, по таблицам же находят влажность насыщения при исходной температуре (t_1). Относительная влажность будет равна (в %):

$$\frac{H_{t_2}^{\circ} \times 100}{tH_{t_1}^{\circ}}$$

а недостаток насыщения будет равен (в *мм* ртутного столба)

$$H_{t_1}^{\circ} - H_{t_2}^{\circ}$$

Размеры прибора для определения влажности по точке росы могут быть сведены к минимуму. При этом взамен термометра следует использовать термопару. Тем самым при наблюдении с по-

мощью бинокля создается возможность пользоваться им на некотором расстоянии.

Для экологических исследований можно также применять гигрометры других типов. Простым прибором такого рода является волосяной гигрометр (рис. 62), представляющий собой легкую алюминиевую рамку весом около 2 *г*, на которую натянут волос (вес около 0,2 *г*). Рамка может быть легко установлена в весовом стаканчике, вывешиваемом вместе с гигрометром в сухом состоянии (после его содержания в эксикаторе над серной кислотой или хлористым кальцием), а затем при разной влажности воздуха, которую создают в эксикаторе способами, описанными ниже. Та-

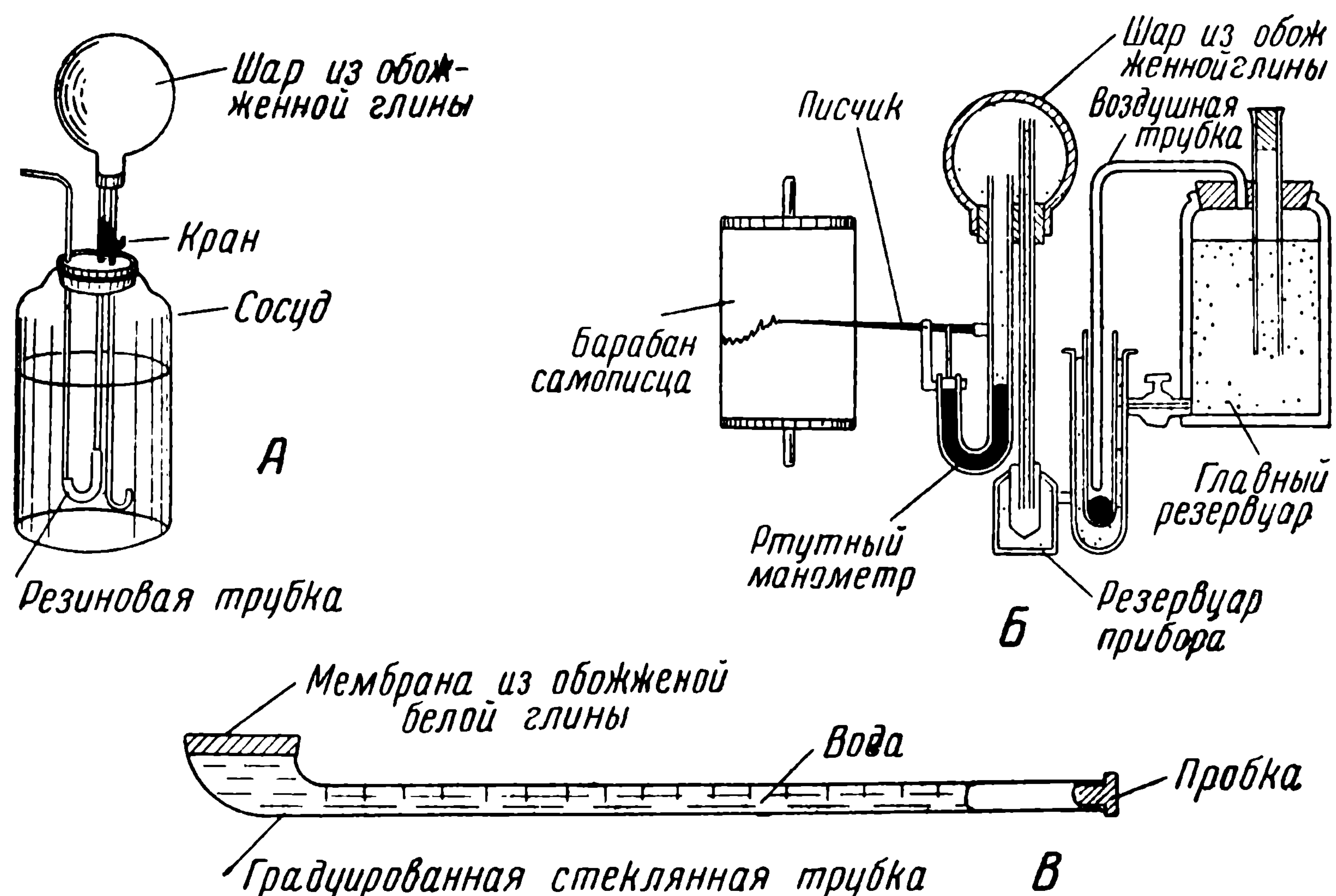


Рис. 63. Эвапориметры: *А* — Обычная модель. *Б* — Самопишущий прибор. *В* — Микромодель.

кого же типа волосяные гигрометры приготовляют и еще меньших размеров (весом 300—400 *мг*), но для быстрого их взвешивания необходимо пользоваться уже торзионными весами. Их же применяют при пользовании в качестве гигрометра кусочками бумаги (Кожанчиков, 1937). Химические гигрометры, основанные на свойстве растворов некоторых солей и кислот приходить в состояние равновесия с воздухом, с успехом используются в лабораторных условиях (Кожанчиков, 1937), хотя в иной обстановке применение их связано с рядом затруднений.

Наконец, для определения скорости испарения, которое зависит, как мы указывали выше, от комплекса условий (стр. 106), экологами широко используются различного типа эвапориметры или атмометры. Принцип их конструкции крайне прост. Градуированный сосуд с водой соединен стеклянной трубкой с куском обожженной глины определенной поверхности, обычно шарообразной или цилиндрической формы (рис. 63). Этим прибором можно опре-

делить величину испарения на единицу поверхности шарика эвапориметра. В настоящее время широко применяются небольшие эвапориметры, представляющие градуированную пробирку, один конец которой закрыт мембраной из обожженной глины. Они удобны и для экологических исследований (рис. 63 Б). Важно подчеркнуть, что в эвапориметры следует наливать только дистиллированную воду.

Переходя к технике поддержания определенной влажности, необходимо указать на то, что сравнительно большие размеры позвоночных и связанная с этим необходимость содержать их в камерах значительного объема несколько затрудняют выполнение задачи. Для беспозвоночных и мелких или малоподвижных видов (земноводные и пресмыкающиеся) эта задача упрощается. Регулирование влажности воздуха производится путем применения солей, щелочей и кислот, которые обладают свойством при определенных соотношениях объема воздуха и данного вещества поддерживать влажность воздуха на постоянном уровне.

Наиболее просто поддерживать влажность воздуха растворами серной кислоты (H_2SO_4) и щелочей (KOH и NaOH) и некоторых солей (например, хлористый кальций — $CaCl_2$). Определенная влажность воздуха поддерживается при следующих концентрациях этих веществ (Кожанчиков, 1937):

Таблица 20

Относительная влажность смесей с водой

Относительная влажность воздуха в %	H_2SO_4 (в % к весу воды) растворяется	KOH (в % к весу водного растворителя)	$CaCl_2$ (в % к весу водного растворителя)	
			гранулированн.	кристаллическ.
100	0,0 (чистая вода)	0,0 (чистая вода)	0,0 (чистая вода)	
90	17	15	17	23
80	27	25	25	35
70	34	35	40	46
60	39,9	43	52	60
50	43,5	52	65	07
40	48,1	61	77	100
30	53,1	72	87	—
20	58,7	87	100	—
10	67,7	100	—	—

Применение серной кислоты ограничивается, однако, тем, что ее пары ядовиты для животных, и пользоваться ею можно лишь в кратковременных опытах. Применение растворов едкого калия или едкого натрия представляет ряд преимуществ по сравнению с серной кислотой вследствие того, что поглощение CO_2 раствором щелочи из воздуха облегчает вентиляцию камеры, а относительная влажность воздуха при разной температуре одинакова. В то же время следует учесть, что употребление слабых растворов щелочей



не позволяет получить низкую влажность. С этой целью следует употреблять пересыщенные растворы (т. е. содержащие часть щелочи в нерастворенном состоянии).

Для поддержания влажности воздуха на определенном уровне часто применяются пересыщенные растворы различных солей. Приводим таблицу показателей влажности для обычно применяемых для этой цели растворов веществ (Кожанчиков, 1937).

Таблица 21

Влажность воздуха над пересыщенными растворами при разной температуре

Вещество	Влажность воздуха в %						
	2°	10°	15°	20°	25°	30°	35°
Хлористый натрий	76,3	77,5	78,3	76,5	75,9	75,0	74,5
Фруктовый сахар или глюкоза .	60,0	57,0	—	55,0	55,0	—	55,0
Углекислый калий .	50,0	47,0	—	44,0	43,0	—	44,0
Хлористый магний .	35,0	33,5	—	34,0	33,0	—	30,5
Хлористый литий	16,0	—	15,0	15,0	—	13,0	13,0
Хлористый цинк .	10,0	—	10,0	10,0	—	10,0	10,0
Едкий натрий	5,5	5,5	—	5,5	6,5	4,0	1,5

Нами неоднократно применялся следующий способ создания определенной влажности в плотном субстрате (в почве). Почву или песок предварительно высушивают в сушильном шкафу или в печи до полного обезвоживания. Поместив точно взвешенное количество такой почвы в террариум, в котором ведется опыт с животными, добавляют определенное количество воды для получения нужной влажности. К концу опыта влажность субстрата может измениться в результате испарения или увлажнения его выделениями животных. Поэтому необходимо, прекращая эксперимент, проводить определение влажности. Для этой цели из разных углов террариума берутся пробы почвы в предварительно свешенные металлические бюксы с крышкой (почвенные стаканчики). Вес навески определяется повторным взвешиванием стаканчиков с почвой. Оно повторяется после высушивания пробы в сушильном шкафе до постоянного веса. Вес испарившейся воды выражается в % к весу почвы.

Этим путем можно создавать градиент влажности в почве или другом субстрате, размещая увлажненную разными количествами воды почву последовательными порциями, помещенными в длинные металлические ящики (рис. 64). В таком приборе можно изучать влияние градиента влажности почвы на насекомых, земноводных, пресмыкающихся, грызунов и других мелких животных.

Он представляет ящик, в который вложены жестяные коробки с различно увлажненной почвой. Сверху этот ящик закрыт сетчатой крышкой. Корм и материалы для гнезда распределены в нем по поверхности почвы совершенно равномерно. По истечении су-

ток можно учитывать результаты опыта (распределение животных) и брать пробы почвы для определения влажности из разных секторов прибора.

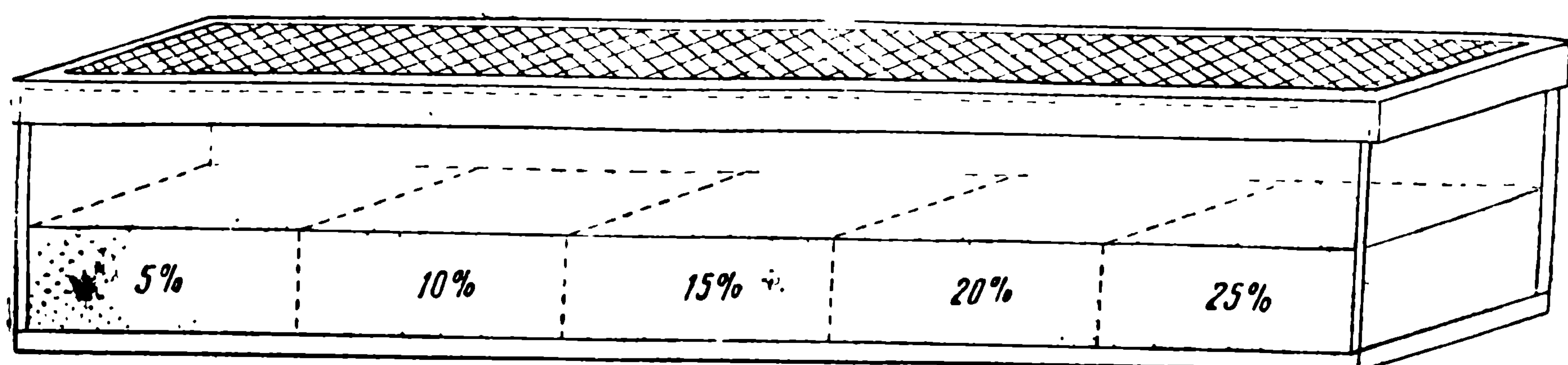


Рис. 64. Прибор для изучения влияния градиента влажности в почве на наземных позвоночных (ориг.).

Для некоторых целей необходимо определять количество влаги, потребляемой животными, ее содержание в организме и, наконец, величину потери воды испарением с поверхности легких и кожи, через органы выделения и кишечник.

Определение количества потребляемой животными воды производят с помощью «автоматических» градуированных поилок. Для мелких животных используются микропипетки емкостью 1 $см^3$, с делениями до сотых долей; для более крупных — пипетки и бюретки с делениями до 0,2 $см^3$. Наполненная бюретка или пипетка устанавливается над маленькой чашечкой так, чтобы, касаясь только уровня воды, она постепенно опорожнялась по мере потребления жидкости животными (рис. 65). При этом рядом с клеткой помещается контрольная установка для учета количества испаряющейся за сутки воды.

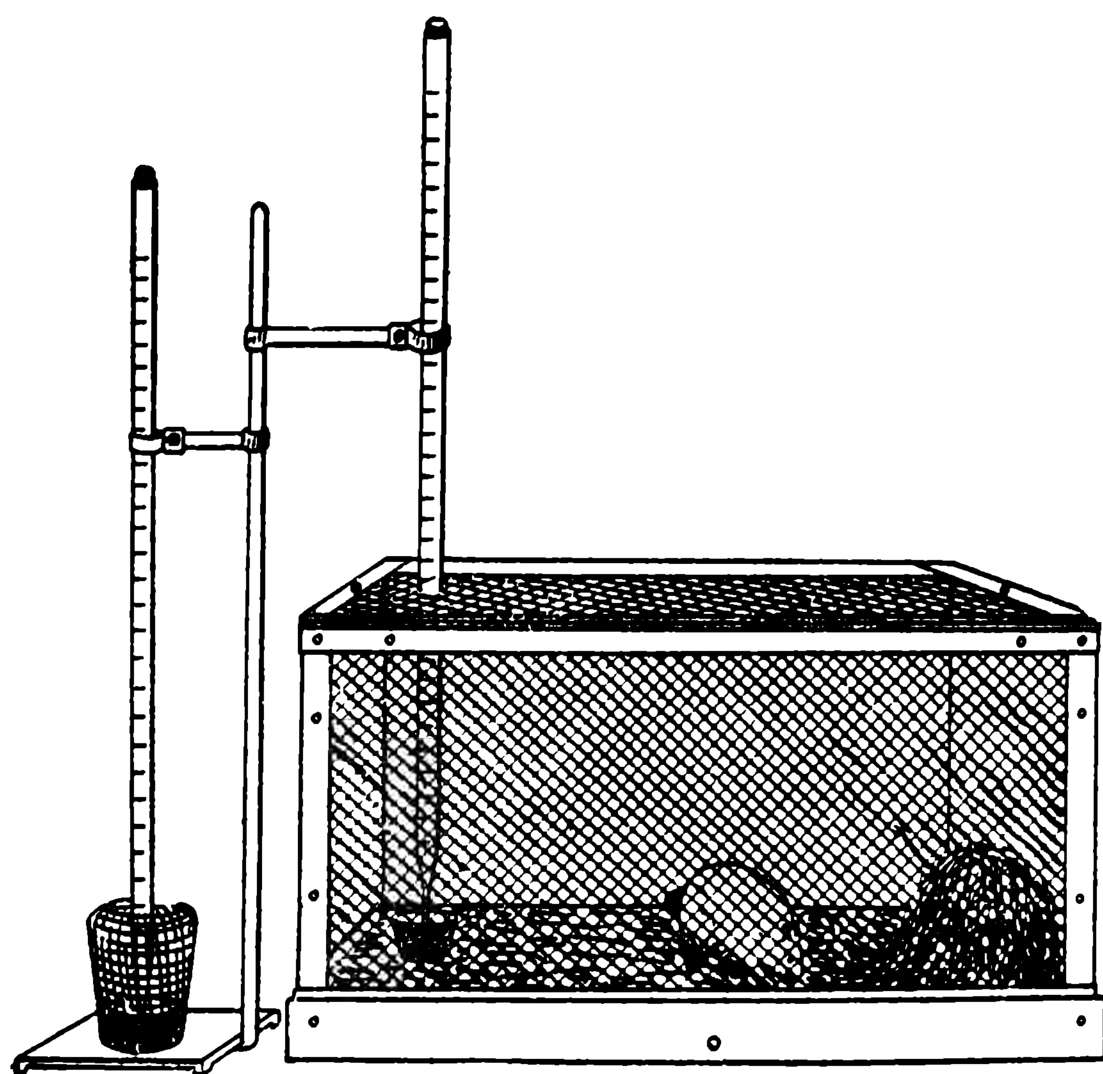


Рис. 65. Автоматические поилки для животных (по Фалькенштейну, 1948).

Определение количества влаги в корме, так же как и определение количества воды в теле животных, производится способом, сходным с определением влажности почвы (см. стр. 117). Навески корма или животные взвешиваются, а затем высушиваются до

постоянного веса в сушильных шкафах. Для быстрого высушивания целесообразнее применять способ Гаевской (1949), заключающийся во взвешивании навески корма или тела животного в стаканчиках вместе с высушенными и взвешенными предварительно пестиком — стеклянной короткой палочкой и кварцевым песком. После взвешивания навеску быстро и тщательно растирают, благодаря чему высушивание ее идет быстро и равномерно.

При определении содержания влаги в организме крупных животных (млекопитающих и птиц) оно производится отдельно в разных тканях и органах путем взятия небольших навесок. Только кишечник и желудок с пищеводом в этих случаях лучше высушивать целиком, ибо содержание воды в его разных отделах может быть неодинаковым.

Наиболее сложны способы определения потери влаги организмом при испарении и выделении с мочой и калом. Поэтому мы отсылаем интересующихся этой методикой к специальным работам по этому вопросу (Филатова, 1949). Укажем лишь, что определение количества влаги, испаряемой организмом, можно проводить в респирационных камерах, подобных описанным нами путем определения влажности в начале и конце опыта.

7. Влияние атмосферного давления и газового состава воздуха на животных

Изменения атмосферного давления и газового состава воздуха играют значительную роль в жизни наземных позвоночных лишь в случае изменения высоты их обитания. Но так как в нашей стране горные районы занимают большую территорию, то необходимо осветить значение и этого фактора. Кроме того, на некоторых позвоночных видимо оказывают влияние и менее значительные изменения давления, происходящие на равнинах.

Величина атмосферного давления на уровне моря (при 0°) равна 1033 *г* на 1 *см*^{2}. На разных высотах атмосферное давление изменяется следующим образом.

Таблица 22

Изменение атмосферного давления с высотой

Высота в метрах над уровнем моря	Давление в *мм* ртутного столба	Давление в %
0	762	100
500	717	94
1000	676	89
1500	634	83
2000	596	78
2500	559	73
3000	525	69
3500	492	65
4000	461	61
5000	404	53
6000	353	46

Естественно, что с понижением давления изменяется также величина насыщения воздуха парами воды.

Изменение давления влияет на организм животных. Давно установлено, что подъем в горы на высоту более 2000—3000 *м* вызывает у человека, так называемую «горную болезнь». Это заболевание, обусловленное недостатком кислорода на больших высотах, постепенно проходит после пребывания в горах в течение нескольких дней (Сиротинин, 1939), что связывается с определенными приспособительными изменениями в организме. Одновременно было показано, что жители высокогорных районов не подвержены этому

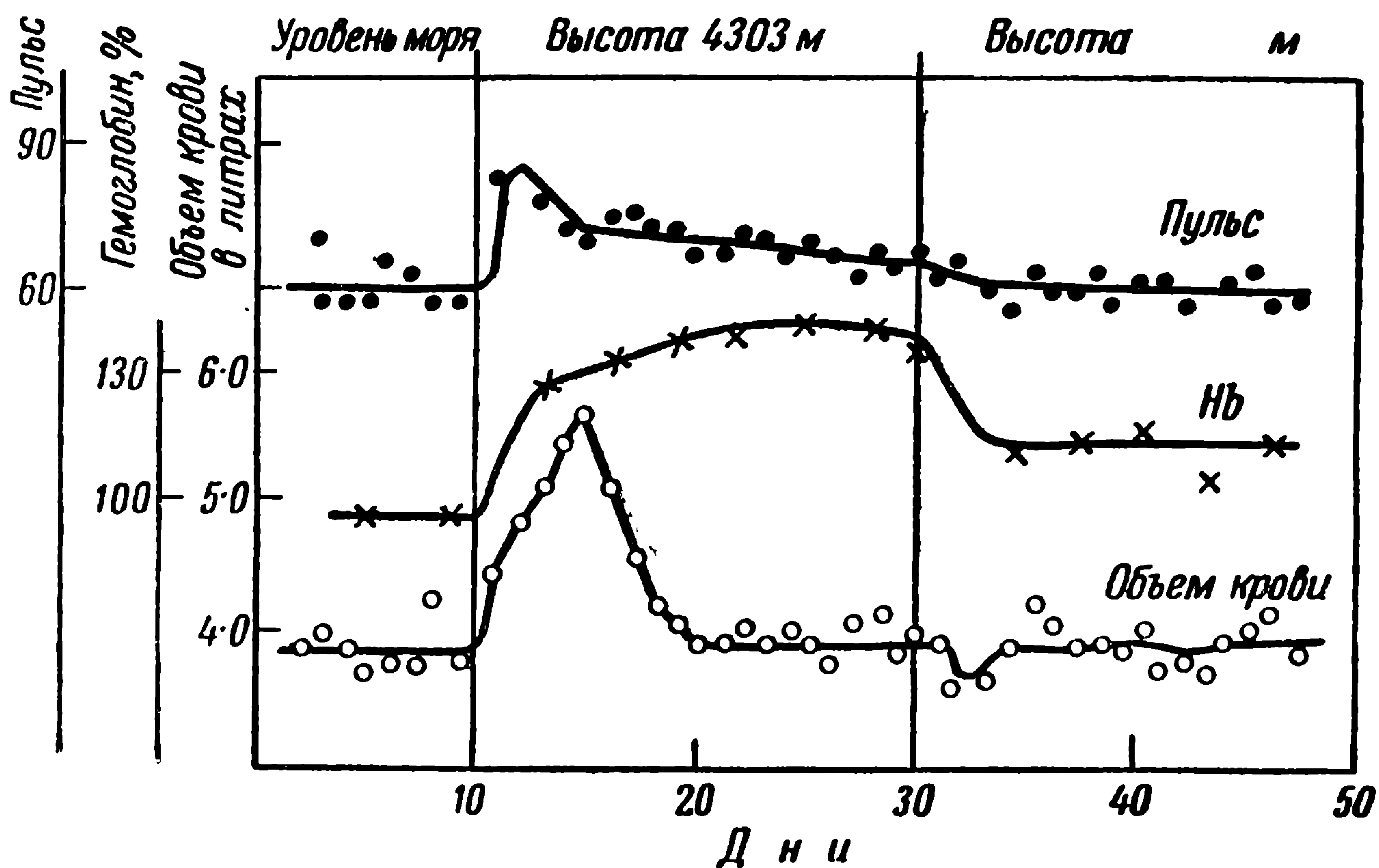


Рис. 66. Изменения в организме человека при подъеме в горы (по Баркрофту, 1937).

заболеванию, так как у них в крови больше красных кровяных телец (эритроцитов) и гемоглобина, чем у жителей равнин.

Исследования, произведенные на млекопитающих, постоянно живущих в горах, также показали, что в их крови содержится больше гемоглобина и эритроцитов, чем у равнинных зверьков того же вида. Так, у лесных мышей из горных районов Кавказа (*Apodemus sylvaticus ciscaucasicus Ogn.*), живущих на высоте 1500—1800 метров, число эритроцитов на 1 $мм^3$ крови составляет в среднем 9539170, а количество гемоглобина — 108,8% по Сали, тогда как у равнинных зверьков того же подвида из окрестностей ст. Невинномысской (высота 300 *м* над ур. м.) среднее число эритроцитов равно 8746407 и количество гемоглобина 97,0% по Сали (Калабухов и Родионов, 1935). Повышенное на 9—12%, по сравнению с равнинными мышами, содержание гемоглобина и эритроцитов, увеличивая емкость крови по отношению к кислороду, позволяет горным зверькам получать необходимый для нормального дыхания кислород в нужном

количестве. Этот признак у некоторых видов оказывается стойким и не изменяется при переносе их на равнину (Калабухов, 1934). У других же (например, собак и сурков) он подвергается соответственным изменениям. Многие равнинные животные при подъеме в горы приспосабливаются к новым условиям путем увеличения кислородной емкости крови. Так, равнинные лесные мыши через 5—6 дней после перевоза их в горы увеличивают число эритроцитов и количество гемоглобина в крови на 7—9% по сравнению с первоначальным (Калабухов и Родионов, 1935). До этого увеличения организм млекопитающих приспособляется к недостатку кислорода учащением дыхания и сердцебиения. После возрастания количества эритроцитов и гемоглобина в крови эти компенсаторные изменения возвращаются к норме (рис. 66). Наконец, некоторые виды приспособляются к недостатку кислорода путем снижения уровня обмена веществ (высокогорные породы овец — Барбашова и Гинецинский, 1942; горные малые суслики — Калабухов, 1950; Бондаренко, 1950).

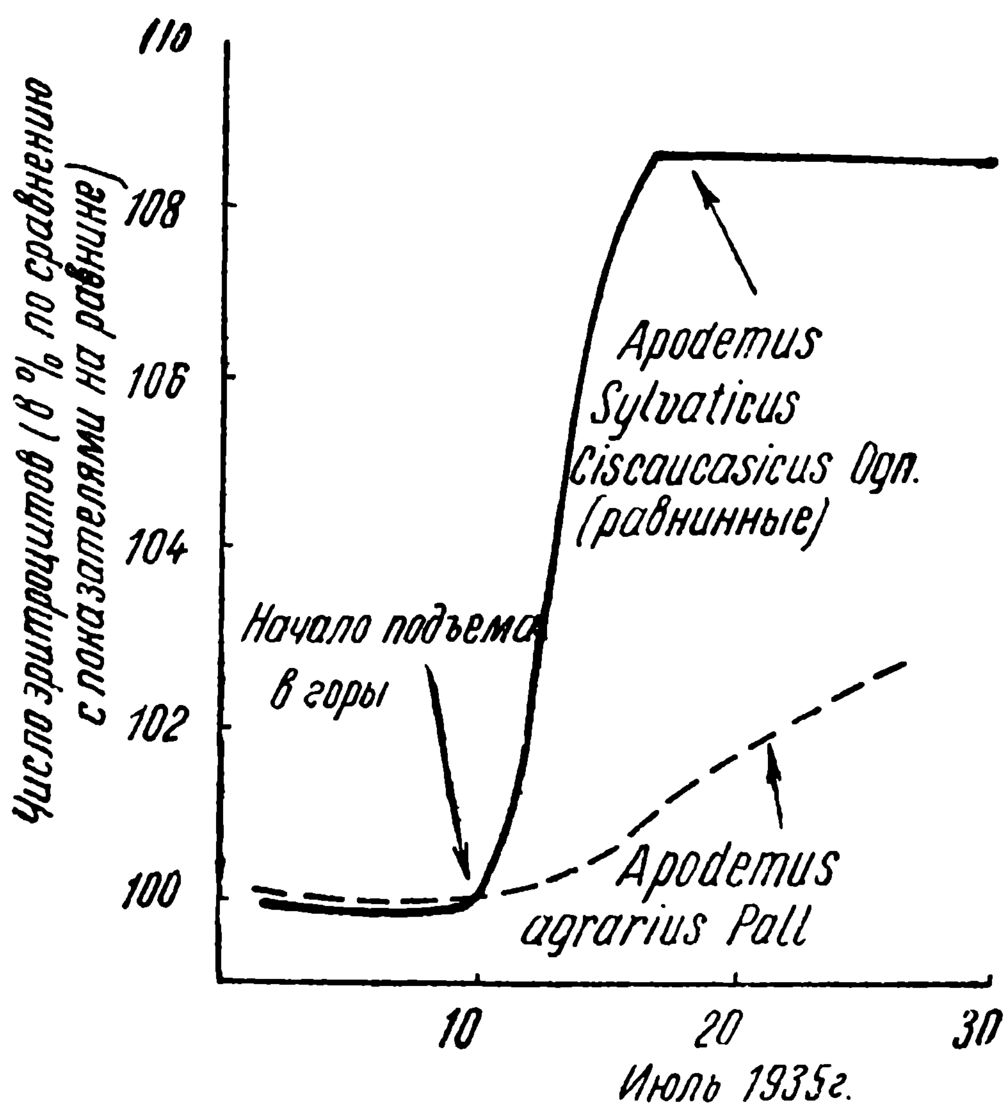


Рис. 67. Изменения в крови лесных и полевых мышей при подъеме в горы (по Калабухову и Родионову, 1936).

Необходимо отметить, что не все виды млекопитающих обладают способностью приспособляться к пониженному давлению. Так, в наших опытах (Калабухов и Родионов, 1935) перенос в горы полевых мышей (*Apodemus agrarius*) вызвал у них лишь незначительное (на 3%) увеличение количества гемоглобина и эритроцитов (рис. 67).

В опытах, проведенных в барокамере (Калабухов, 1937), удалось установить, что из пяти видов грызунов (лесная мышь — *Apodemus sylvaticus*, желтогорлая *A. flavicollis*, полевая — *A. agrarius*, рыжая полевка — *Clethrionomys glareolus* и хомячок — *Cricetulus migratorius*) только два первых реагируют на понижение давления значительным увеличением числа эритроцитов (на 9—20%). Три остальных вида не обладают этой способностью. Понижение давления почти не вызывает у них увеличения числа эритроцитов или влечет за собой даже уменьшение их количества (на 5—10%). Это различие в способности реагировать на пониженное давление увеличением кислородной емкости крови повидимому может определять вертикальное распространение некоторых видов млекопитаю-

щих в горах. В то время как лесные мыши (*A. sylvaticus*) доходят на Северном Кавказе до границы леса и субальпийских лугов, встречаясь на высоте 1600—1700 *м* (Свириденко, 1936) и даже 1900—2000 *м* (по данным автора), полевые мыши (*A. agrarius*) в этих же районах не идут выше 600—700 *м* (Свириденко, 1937). Различие в распространении этих двух видов отмечено также Шнитниковым (1936) в Семиречьи. *A. sylvaticus* доходит там до высоты 3200—3300 *м*, тогда как *A. agrarius* всего до высоты 1600 *м*. Несомненно, способность приспособляться к понижению атмосферного давления неодинакова у животных разного возраста. Поэтому не случайно Цалкин (1946) отметил, что у горных баранов в летний период молодняк с матками держится на пастбищах на небольшой высоте в связи с тем, что у молодых копытных, как и у некоторых других млекопитающих, число эритроцитов значительно меньше, чем у взрослых особей (Калабухов и Родионов, 1935).

Изменение давления или содержания кислорода в воздухе вызывают также изменения в интенсивности газообмена и теплообразования (табл. 23).

Таблица 23

Потребление кислорода у крыс в зависимости от давления и содержания кислорода в воздухе (по Джайя и Джелинео, 1936)

(Цифры в левой части таблицы—потребление O_2 в *м*³ в мин., в правой—теплопродукция в калориях на 1 *м*² в 24 *м*)

Опыт с изменением давления воздуха				Опыт с изменением содержания O_2 в воздухе при постоянном давлении				
давление	крыса № 1	крыса № 2		% кислорода в воздухе	Температура воздуха			
	+17°	+16°	+33,5°		34°	18°	15°	2°
759—750	10,143	4,119	2,741	100	—	1042	1220	1863
742	—	3,934	2,607	20	592	1064	—	1826
580—572	7,412	3,594	—	15	—	986	—	—
460—450	5,162	2,289	2,622	10	—	780	1019	1268
				7—8	667	638	—	—

При температуре, близкой к «нейтральной» (33—34°), изменение давления и содержания кислорода в воздухе существенно не отражается на газообмене и теплообразовании, так как обмен веществ при этих условиях сведен к минимуму. Но при понижении температуры, вызывающем увеличение интенсивности обмена, уменьшение давления и содержания кислорода в воздухе влечет за собой заметное уменьшение потребления кислорода и теплообразования. Маркова (1948) наблюдала такое же влияние понижения давления при разной температуре на желтогорлых мышах. Естественно, что изменения интенсивности потребления кислорода и теплообразования при пониженном давлении сопровождаются резкими качественными сдвигами в обмене веществ. В связи с этим понижение атмосферного

давления, даже при относительно высокой температуре воздуха, вызывает у грызунов, впадающих в спячку, оцепенение. Подобно «летней спячке», оно характеризуется значительным уменьшением интенсивности обмена веществ и понижением температуры тела до температуры воздуха.

Недостаток кислорода на больших высотах влияет, очевидно, на эмбриональное развитие птиц. Поэтому число неразвившихся цыплят («задохликов») при инкубации куриных яиц в горных районах в первый сезон всегда выше, чем в последующие, когда происходит размножение уже тех птиц, которые вывелись из яиц с относительно тонкой и пористой оболочкой.



Рис. 68. Сезонные изменения кровяного давления у кроликов (по Калмыковой, 1950).

Кроме изменения атмосферного давления с высотой, очевидно, немаловажную роль в жизни наземных животных играют сезонные и суточные сдвиги этого показателя. Калмыкова (1950) установила, что сезонные и временные изменения атмосферного давления влекут за собой подобные же колебания кровяного давления у кроликов (рис. 68). Несомненно, эти сдвиги в кровеносной системе не могут остаться бесследными для всего организма. Поэтому не случайно Терентьев (1936) обнаружил, что колебания атмосферного давления влияют на величину удоя у коров. Видимо, этим же путем, через изменения кровоснабжения органов, изменение атмосферного давления влияет на плодовитость животных. Существуют данные о низкой плодовитости овец в первые годы их акклиматизации на больших высотах.

Птицы менее чувствительны к изменениям давления повидимому в связи с тем, что частый подъем их на высоту (особенно при перелетах весной и осенью через горные районы), связан с целым рядом постоянных приспособлений, сходных с адаптациями горных млекопитающих. Необходимо напомнить, что наличие у птиц воздушных мешков, содержащих запас воздуха, сильно повышает ем-

кость легких. Тем не менее, имеются данные, говорящие о том, что изменение атмосферного давления может играть важную роль и в жизни птиц. Так, у плохо летающих и нелетающих видов при подъеме в горы можно наблюдать изменения в крови, сходные с обнаруженными у млекопитающих. Шпаковский (1937), приводя данные о годовом изменении атмосферного давления (по средним месячным) в различных пунктах Западной Сибири и Дальнего Востока, отметил, что, так как обычно зимой давление повышается (до 770—775 *мм*), а летом падает (до 755—750 *мм*), весенний прилет и осенний отлет птиц происходит примерно при одном и том же давлении. Так, в окрестностях Барнаула скворцы (*Sturnus vulgaris*) прилетают и отлетают при давлении около 764 *мм*, а живут в районах гнездовья при давлении ниже 764 *мм*. Иволги (*Oriolus oriolus*) прилетают в окрестности Барнаула после того, как давление падает ниже 760 *мм*, и улетают, когда оно повышается выше этого предела (рис. 69). Этот факт весьма интересен, особенно если учесть, что и раньше была известна связь между изменением атмосферного давления и поведением некоторых низших позвоночных (например, древесной лягушки — *Hyla arborea* и некоторых видов рыб). Полное выявление этой связи, весьма важной для понимания закономерностей перелета птиц, потребует ряд дополнительных экспериментальных исследований.

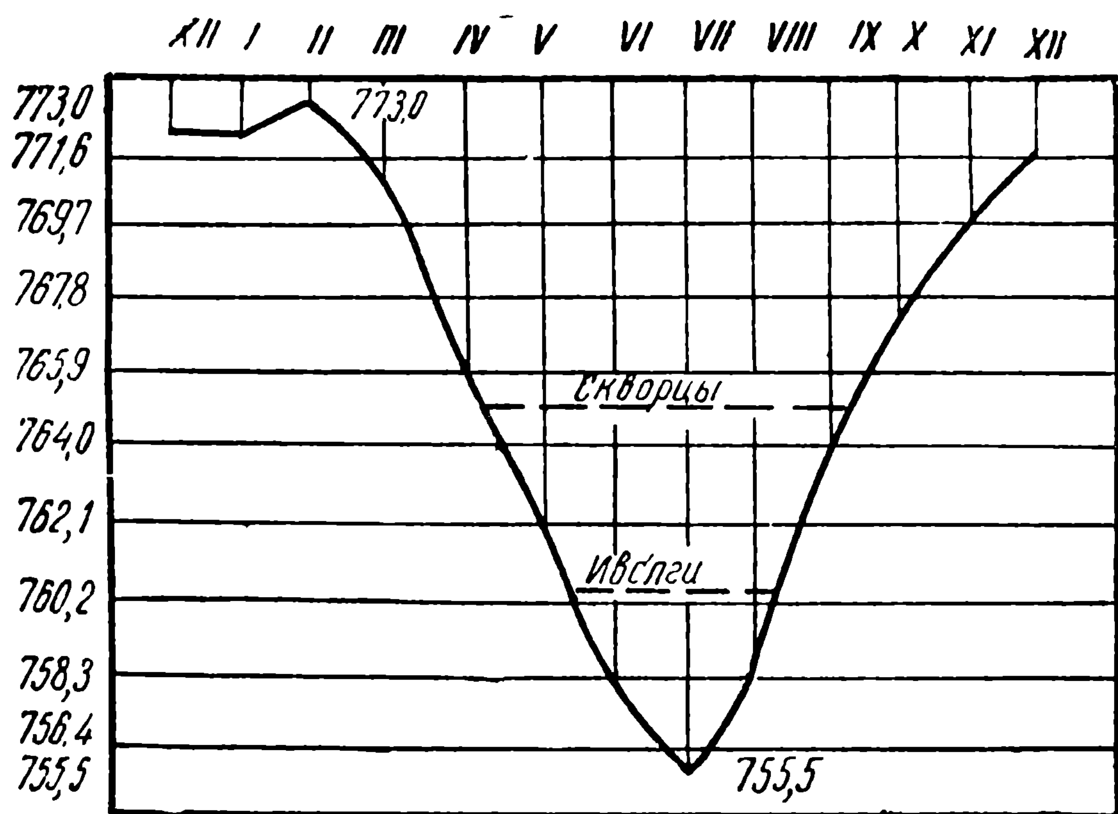


Рис. 69. Сезонные изменения атмосферного давления и сроки прилета и отлета некоторых видов птиц в Западной Сибири (по Шпаковскому, 1937).

О том, что зависимость организма птиц от влияния атмосферного давления еще недостаточно изучена, говорят данные Строгановой (1950). Она изучила предельную высоту «подъема» в барокамерах у ряда видов птиц, а также у разновозрастных особей одного вида и установила, что симптомы, предшествующие смерти (падение птицы, запрокидывание головы и закрывание глаз) появляются ранее всего у домашней утки (на высоте 6 *км*), затем у серых ворон и болотной совы (на высоте 8 *км*) и взрослых грачей и голубей (8,5—8,7 *км*) и позднее всего у галок, пустельг, сорок и скворцов (9—10,2 *км*). Исследованные Строгановой виды птиц погибали на «высоте» от 10,5—11,8 *км*, причем конвульсии и смерть наблюдались опять ранее всего (10,5 *км*) у грачей, на высоте 11 *км* у галок и ворон, 11,5 *км* у сорок, и только на высоте 11,8 *км* у сокола, пустельги и скворца, совершающих, как известно, далекие пе-

релеты и, в частности, перелетающих через горные районы. Весьма стойкими к «подъему» оказались птенцы. Цыплята домашних кур в возрасте 15—18 часов переносили без всякого вреда быстрый подъем до 6,5 *км* и начали погибать лишь на «высоте» 12,5 *км*. Молодые скворцы и грачи погибали при подъеме закономерно, в порядке, обратном их возрасту. Так, в возрасте 35—40 дней («слетки») грачи погибали на «высоте» 10,5—11,8 *км*, в то время как более молодые, в возрасте 15—20 дней, умирали на «высоте» 11,3—12,2 *км* (Строганова, 1950).

Пресмыкающиеся и земноводные реагируют на изменение давления сходным образом. У лягушек и ящериц в горах наблюдается такое же повышение содержания гемоглобина и эритроцитов в крови, как и у млекопитающих.

Изменения содержания углекислоты в воздухе играют значительную роль в регуляции обмена веществ у животных. Увеличение концентрации этого газа от обычной (0,03%) до 1—3% вызывает резкое учащение дыхания у позвоночных. Однако такое или еще более значительное увеличение содержания углекислоты в воздухе имеет место лишь в относительно редких случаях: в пещерах, глубоких норах, шахтах и т. п. Поэтому содержание углекислоты в воздухе редко имеет существенное значение в жизни животных. Так, накопление этого газа, видимо, играет роль в подготовке к летней и зимней спячке некоторых грызунов, плотно закрывающих перед этим выходы из своих нор (Калабухов, 1936). В экспериментальных условиях Дюбуа (1896) вызывал у сурков впадение в спячку, давая им вдыхать воздух с большим содержанием углекислоты.

8. Методика изучения влияния газового состава и давления атмосферы

Для изучения влияния газового состава атмосферы применяются простые установки, представляющие сочетание камеры *А*, в которой помещаются исследуемые животные, и газометра *Б* со смесью газов атмосферы определенного состава. В качестве камер удобнее всего пользоваться эксикаторами разного размера, в которых можно помещать животных в клеточках, или прямо на сетчатом дне (рис. 70 *А*). К эксикатору, через пробку в верхней крышке или через специально просверленные отверстия проходят две трубки. Одна служит для оттока воздуха, другая — для притока. Смена воздуха обеспечивается применением простой установки *В*, состоящей из наполненной водой большой бутыли, с сифоном-трубкой, отток воды из которой в соответствии с размером животного регулируется винтовым зажимом. Подсчет числа капель в 1 минуту позволяет регулировать сток воды и, следовательно, отток воздуха из камеры. Чем больше бутыль *В*, тем равномернее идет смена воздуха в камере. Камера-эксикатор плотно закрывается крышкой, смазанной вазелином, ланолином или специальным составом, состоящим из смеси вазелина и воска, сплавленных вместе *.

* Для этой цели можно также употреблять мазеобразную смесь, применяемую для автомобилей и других машин, — солидол.

Наиболее важной частью установки является газометр *Б* (рис. 70). В опытах с крупными животными можно применять металлические цилиндры — спирометры, употребляющиеся для определения емкости легких человека. Внутренний цилиндр спирометра опускается кверху дном во второй, наполненный водой. Система блоков и грузов уравновешивает верхний цилиндр так, что введение под него некоторого количества газа вызывает его всплывание над поверхностью воды. По делениям на цилиндре можно учесть объем газа, вошедшего в цилиндр. Если таким образом поочередно

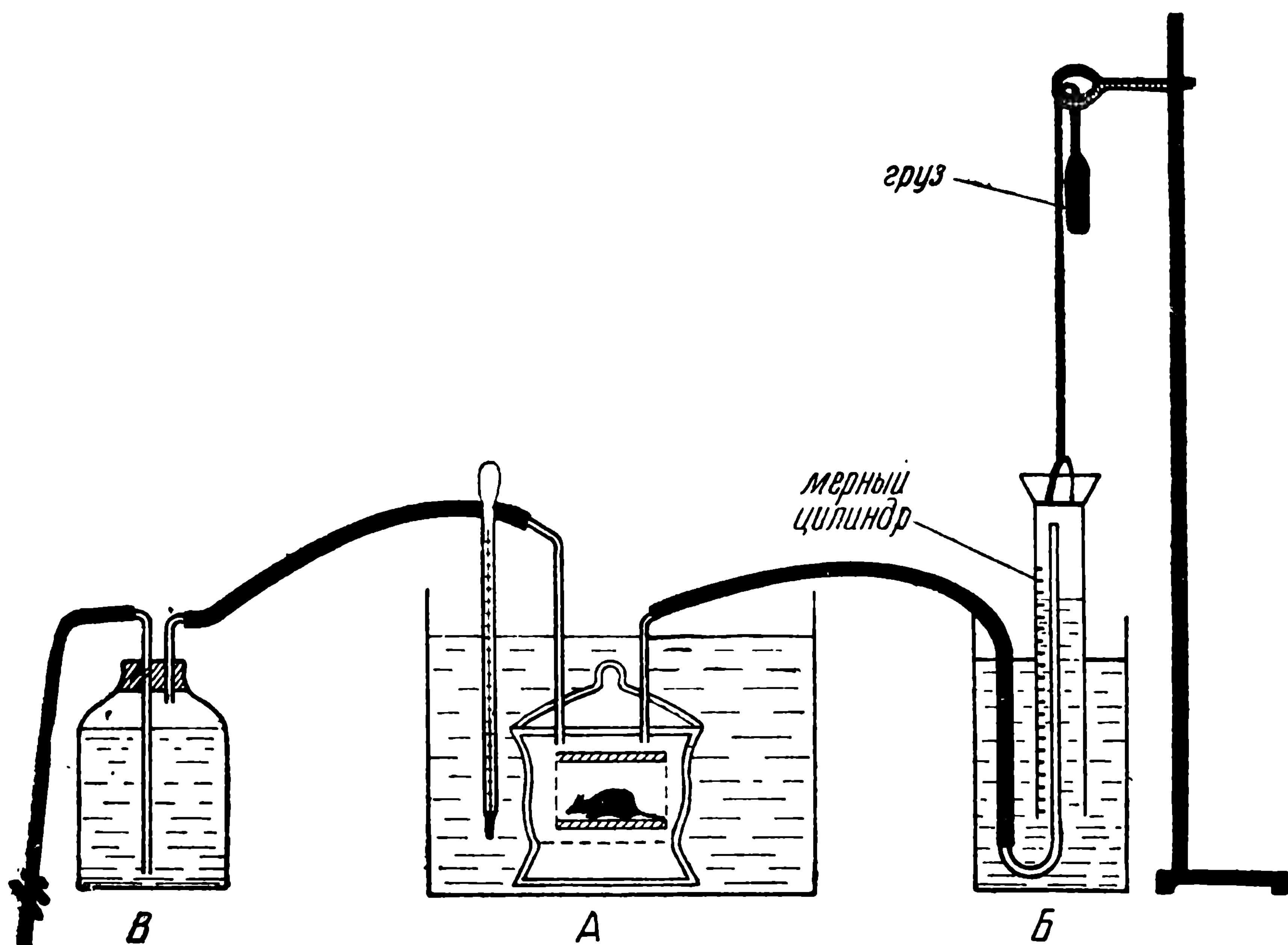


Рис. 70. Прибор для изучения влияния состава воздуха на животных (ориг.). *А* — **Камера для животных.** *Б* — **Газометр из стеклянного цилиндра с газовой смесью.** В — Спирометр (ориг.).

вводить в цилиндр определенные количества разных газов, входящих в состав воздуха (кислорода, азота и углекислого газа), можно составить газовую смесь с любым соотношением этих компонентов. Для приготовления смеси необходимо иметь стальные баллоны с этими газами, или, что проще, 3 кислородные медицинские подушки, наполняемые этими газами там, где имеются баллоны с газами.

Подушки для разных газов следует тщательно пометить, написав на их прорезиненной поверхности обозначения газов.

Если опыты ведутся с маленькими животными, газометр проще сделать самому из стеклянного мерного цилиндра. При одновременной постановке нескольких опытов с разными смесями такие маленькие газометры даже удобнее.

Для этой цели мерный цилиндр с делениями, объемом 1—2 литра, подвешивается за нижнюю часть на лабораторном штативе с помощью шнурка с противовесом (см. рис. 70). Необходимо, чтобы цилиндр висел перпендикулярно к поверхности стола. Под него подводится стеклянная цилиндрическая банка такой же, как цилиндр, или немного большей высоты. Она наполняется водой так, чтобы жидкость могла покрыть сверху погруженный цилиндр. Последний наполняется водой, закрывается ладонью или специальной пробкой и погружается в банку отверстием вниз. После погружения в банку ладонь или пробка отводится и цилиндр опускается до дна банки. Затем его уравновешивают так, чтобы легкое давление на грузик поднимало цилиндр из воды.

Проверив, нет ли в цилиндре пузырьков воздуха, его наполняют газовой смесью. Для этой цели на концы трубок, идущих от подушек с газами, одевается тонкая каучуковая трубка, другой конец которой подводится под цилиндр. Открыв кран подушки с газом и нажимая на нее, экспериментатор вводит в цилиндр нужное количество газа. Если нужно дать животным дышать чистым кислородом, весь цилиндр заполняется этим газом. Если хотят изучить влияние уменьшенного содержания кислорода в воздухе, вводят в цилиндр меньше кислорода (например, 10%), чем его обычно содержится в воздухе, и заполняют остальное пространство азотом. Чтобы избежать растворения газов в воде (особенно углекислого газа), ее следует обязательно слегка подкислять соляной кислотой.

Особенности реакции животных на изменение атмосферного давления изучаются различными способами. В качестве показателей обычно берутся вес, число дыханий и состав красной крови.

Прежде всего, можно ставить опыты в естественных условиях, перемещая горных животных на равнину и равнинных животных в горы. Такие опыты велись нами в 1934 и 1935 гг., причем в 1934 г. горные грызуны (лесные мыши и суслики) с высоты около 2000 *м* были перемещены на равнину, а в 1935 г. равнинные мыши рода *Apodemus* (лесные, полевые и желтогорлые) были перенесены с равнины в горы на высоту около 1500 *м* (Калабухов, 1935; Калабухов и Родионов, 1936). Предварительно опытные животные взвешивались, и их кровь не менее двух-трех раз исследовалась на содержание гемоглобина и эритроцитов. Для этой цели кровь бралась из кончика хвоста.

Исследования крови велись по стандартной методике (Егоров, 1935; Калабухов, 1933; Калабухов и Раевский, 1934; Калабухов и Родионов, 1935). Количество гемоглобина определяется в колориметре Сали. Кровь берется в 2—3 меланжера и число эритроцитов в каждой пробе подсчитывается в камере Бюркера-Тюрка. На фиксированных мазках измеряются размеры эритроцитов.

Для экспериментального изучения воздействия пониженного давления следует применять сконструированные нами микробарокамеры (Калабухов, 1937 а). Это большие бутыли, емкостью от 32 до 40 *л* с широким горлом (диаметр отверстия 4—5 *см*). Они

(рис. 71) закрываются резиновой пробкой, через которую проходят три стеклянные трубки. Одна из них соединена с ртутным сифонным барометром, другая — с водоструйным насосом, а третья идет к трубке с поглотителем углекислоты, заложенным на дне камеры под слоем песка (рис. 71 *А*). Поглотителем для CO_2 служит стеклянная ватка, несколько раз смачиваемая через трубку раствором едкой щелочи (КОН). Снаружи все трубки закрыты винтовыми зажимами.

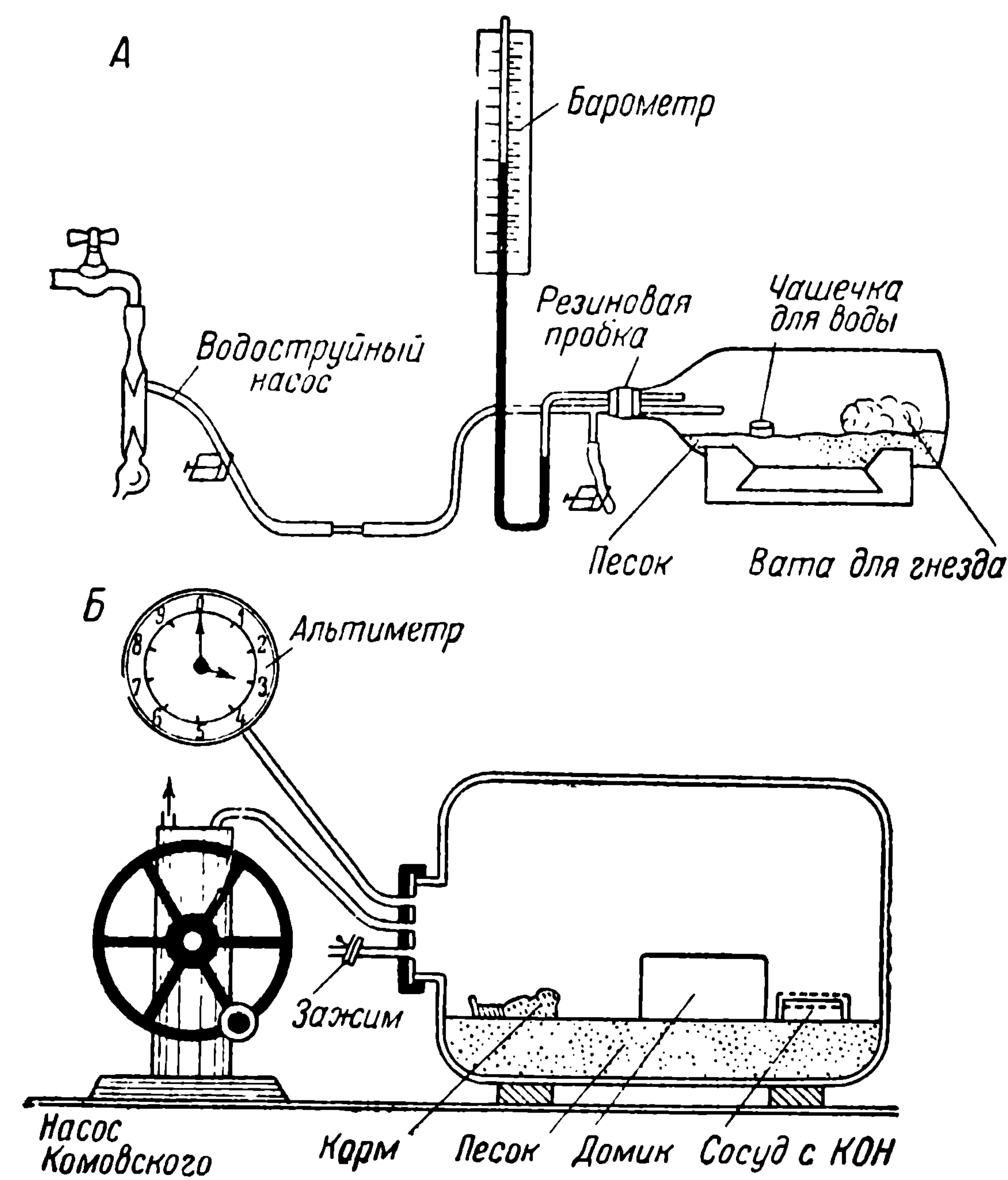


Рис. 71. Микробарокамеры. *А* — С водоструйным насосом (по Калабухову, 1937). *Б* — С воздушным насосом Комовского (по Калабухову, 1950) (ориг.).

В барокамеру насыпается сухой песок и укладывается подстилка из ваты. Перед началом опыта в камеру помещается корм — хлеб, морковь, зерна пшеницы, семена подсолнуха и орехи. Под концом трубки, идущей к насосу, устанавливается чашечка для воды, что позволяет при выключении насоса наливать в поилку воду.

Перед опытом кровь грызунов исследуется, как описано выше. Затем грызуны по одному экземпляру на камеру помещаются в приборы, и начинается разреживание в них воздуха.

Понижение давления в камере производится постепенно так, чтобы оно соответствовало следующей высоте над уровнем моря:

в начале опыта	. 0—100 *м**
через 1 час	500 *м*
через 2 часа	1000 *м*
через 4 часа	1800 *м*
через 6 часов	2000 *м*
через 20 часов	2500 *м*
через 30 часов .	3000 *м*

В наших опытах давление, соответствовавшее высоте 3000 *м* над уровнем моря, поддерживалось в течение последующих 40 часов, т. е. до 70 часов после начала опыта.

* Обычные колебания давления в Москве.

Затем постепенно, в течение двух часов, давление повышалось, и через 72 часа после начала опыт прекращался. Животные вынимались из камеры, выдерживались в клетках с избытком воды в течение одного-двух часов, после чего подвергались исследованию.

В ходе опыта в дневные часы барокамера постоянно вентилировалась. Для этой цели зажим на трубке, шедший к поглотителю углекислоты, открывался настолько, что при непрерывной работе насоса давление не изменялось. На ночь трубки со стеклянной ватой наполнялись щелочью.

При заполнении поглотителем конец отводной трубки опускался в стаканчик с раствором KOH и оставался открытым до тех пор, пока под влиянием разности давлений раствор не переливался в трубку со стеклянной ватой.

Таким же образом в поилку регулярно наливалась свежая вода, через трубку шедшую к насосу. Для этой цели конец водоструйного насоса опускался в сосуд с водой, и кран водопровода закрывался на несколько секунд. Вода с силой устремлялась в камеру и, так как конец трубки, идущей к насосу, был направлен к поилке, быстро ее наполняла. В 1947—1950 гг. нами были применены бутыли с диаметром горла 15 *см*, что позволяло устанавливать в камерах деревянные домики с ватой для животных, а поглотитель углекислоты (раствор щелочи) наливать в широкие кристаллизаторы, закрывая их сверху сетчатой крышкой.

Водоструйный насос был заменен обычным ручным насосом Комовского, а ртутные барометры — авиационными альтиметрами. На рис. 71 Б изображена схема такой усовершенствованной микробарокамеры (см. также Маркова, 1948; Калабухов, 1950).

Режим «подъема» в этих опытах тоже был изменен. «Подъем» на высоту 3000 и 5000 *м* производился в течение 1 часа, после чего животные, как и в первой серии экспериментов, содержались в этих условиях двое суток. В других опытах подъем производился на высоту 5000 *м* в течение 2 часов.

9. Активность животных и ее зависимость от внешних условий

В предыдущих разделах этого руководства уже приводились данные о влиянии температуры, света, влажности и атмосферного давления на поведение животных. Были также детально описаны приемы изучения реакции животных на градиент температуры, света и влажности (см. выше). Но одно из проявлений поведения животных — именно их активность, или подвижность, носит настолько сложный характер, что изучение этого вопроса мы вынесли в отдельную главу.

Это диктуется и своеобразием способов изучения активности животных, излагаемых поэтому в специальном разделе, следующем за этой главой.

Активность, или подвижность, животных является, по сути дела, суммарным выражением их внешней деятельности. Поиски пищи,

постройка убежищ, погоня за жертвой или, наоборот, избегание преследующего хищника, — все эти явления сопровождаются той или иной затратой энергии. Поэтому у животных периоды покоя и деятельности обычно закономерно чередуются в течение суток. Активность большинства животных бывает также неодинаковой в разные сезоны, что особенно ярко выражено у пойкилотермных и зимоспящих животных. Мы уже уделяли внимание описанию явлений суточной и сезонной смены активности у разных животных (Калабухов, 1936, 1940, 1946) и в данном обзоре приведем лишь наиболее существенные данные о зависимости активности от внешних условий.

Таблица 24

Распределение активности животных в течение суток

Группы	Вид	Активность в % день	Активность в % ночь
1. Дневные виды	1. Ящерица *(Mabuya mabuya)* . .	90	10
	2. „ *(Basiliscus basiliscus)* .	85	15
	3. „ *(Anolis frenatus)*	82	18
	4. Суслик крапчатый *(Citellus suslica)*	98,3	1,7
	5. Свинья домашняя .	88	12
2. Ночные виды	6. Многоножка *(Spirobolus marginatus)*	8,8	91,2
	7. Тарантул *(Sericopelma rubronitens)*	3	97
	8. Лягушка *(Rana temporaria)*	15,1	84,5
	9. Ящерица *(Thecadactylus rapicaudis)*	11	89
	10. Полевая мышь *(Apodemus agrarius)*	15,5	84,9
	11. Желтогорлая мышь *(Apodemus flacicollis)*	15,5	84,5
	12. Лесная мышь *(Apodemus sylvaticus)*	20,9	79,1
	13. Курганчиковая мышь *(Mus musculus hortulnus)*	1,5	98,5
	14. Хорек черный *(Putorius putorius)*	17,9	82,1
3. Виды с нечетким суточным ритмом или полностью „аритмичные“	15. Дубовый шелкопряд *(Antherea pernyi)* (гусеницы 1 возр.)	48	52
	16. Жук *(Passalus cornutus)*	54	46
	17. Краб *(Pseudotelphusa richmondii)* .	74	26
	18. Пашенная полевка *(Microtus agrestis)*	33—38	67—62
	19. Обыкновенная полевка *(Microtus arvalis)*	29,9	70,1
	20. Степная пеструшка *(Lagurus lagurus)*	39,8	60,2
	21. Хорек степной *(Putorius eversmanni)*	36,5	63,5

Суточный цикл активности животных ярко проявляется в резких изменениях состава видов в биоценозах. В то время как в дневные часы ночные виды, прячась в своих убежищах, становятся недоступны для наблюдения и учета, с наступлением сумерек про-

исходит обратная смена форм. Данные Богорова (1939) для водных животных, Беклемишева (1935) для наземных беспозвоночных и Новикова (1949) для птиц иллюстрируют эту закономерность. Знание суточного ритма активности различных видов животных представляет существенное значение потому, что только на основе этих данных может быть правильно организована система мероприятий по борьбе с вредными видами и использование полезных форм. Наиболее ярким доказательством значения этих исследований являются данные Берим и Эдельман (1949), показавших, что связанные с суточным ритмом физиологические изменения в организме насекомых делают их в разное время суток в разной мере чувствительными к влиянию инсектицидов.

В табл. 24 приведены данные о соотношении активности в течение дня и ночи для представителей различных групп животных.

На рис. 72 представлены кривые распределения активности для некоторых из указанных видов. Эти данные с несомненностью говорят о том, что приуроченность активности к дневному или ночному периоду суток может быть характерным признаком тех или иных видов животных.

Но исследования последних лет, и в частности работы советских биологов, показали, что представление о приуроченности ритмики активности к определенному времени суток было не всегда обоснованным. Условия внешней среды могут легко сместить периоды покоя и активности. В наиболее яркой форме это явление было обнаружено у хищных млекопитающих в условиях неволи. Изучение активности американских норок, хорьков, лисиц, соболей и куниц (Новиков, 1939; Калабухов, 1943, 1946; Пономарев, 1949) показало, что их цикл активности определяется временем получения пищи. Эти хищники, питаясь в естественных условиях в основном мелкими, ведущими ночной образ жизни зверьками, становятся в неволе «дневными» видами. Обнаружена сходная зависимость активности летучих мышей от сроков их кормления.

Влияние света на изменения активности животных было установлено многочисленными наблюдениями Шиманского (1919) для канарейки, Щербаковой (1938) для обезьян, Калабухова (1940) для лесных мышей, Шахбазова и Сиротенко (1949) для гусениц дубового шелкопряда. Не менее значительным фактором активности пойкилотермных и гомотермных животных является температура среды (Стрельников, 1932; Ралль, 1932; С. Наумов и Лавров, 1948; Калабухов, 1950). О влиянии влажности воздуха на активность различных беспозвоночных и земноводных говорят данные Терентьева (1938) и других исследователей.

Обширный материал был собран о влиянии на активность условий существования животных в разных географических районах. Мы обратили внимание на неодинаковую активность северных и южных лесных и желтогорлых мышей (Калабухов, 1939, 1946), Н. Наумов (1948) показал ее изменчивость в отдельных районах у рыжих и обыкновенных полевок и степной пеструшки. Варшав-

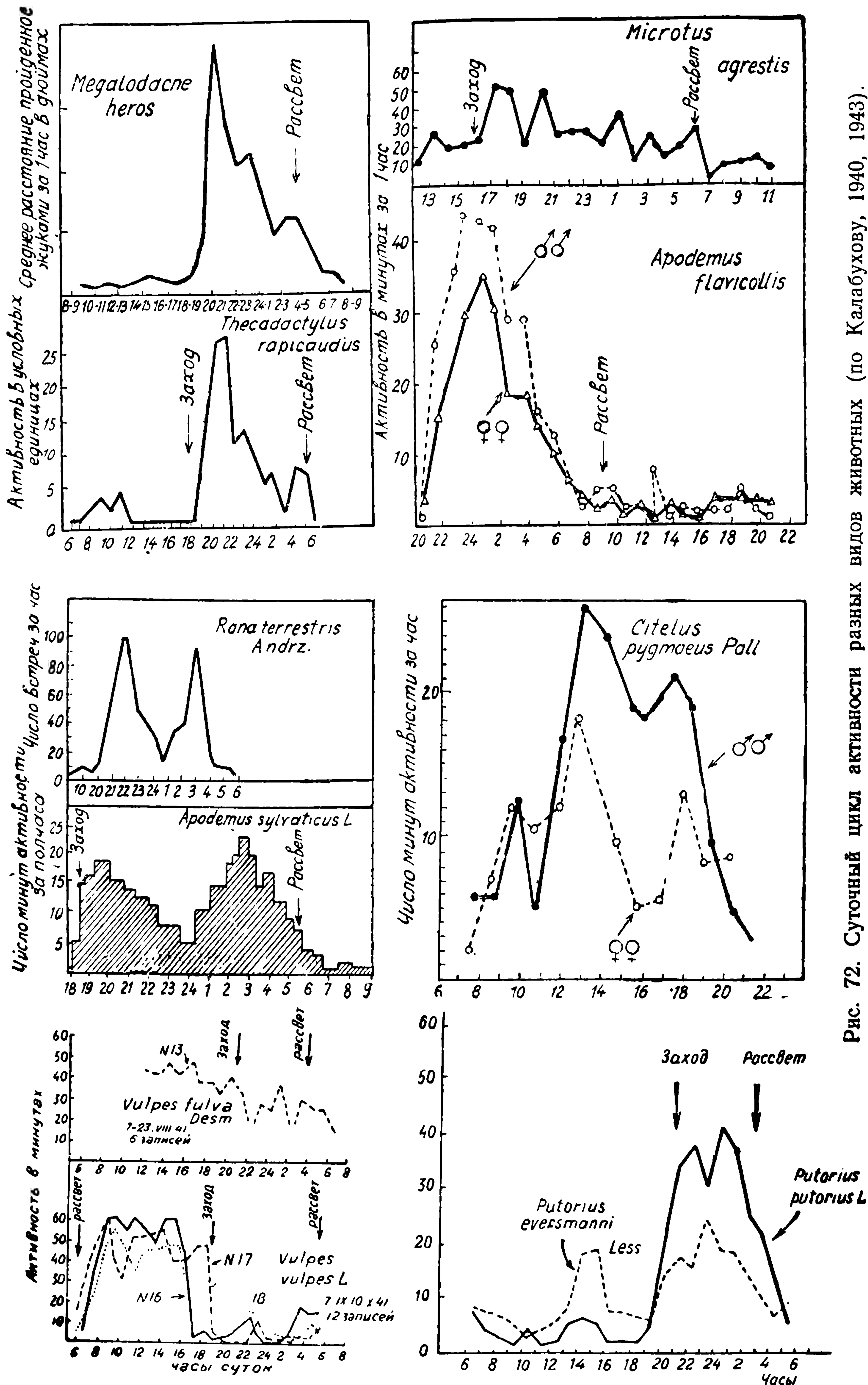


Рис. 72. Суточный цикл активности разных видов животных (по Калабухову, 1940, 1943).

ский (1941) обнаружил, что малый суслик в северных районах ареала не понижает своей активности в полуденные часы, как это наблюдается у животных того же вида, обитающих в юго-восточной зоне области его распространения (рис. 73).

Жужелицы (*Carabus nemoralis*) в северных районах Европы ведут ночной образ жизни, в то время как южные формы этого вида — дневные. Малоазиатский суслик (*Citellus xanthoprymnus*), активный, подобно всем другим сусликам, в дневные часы, в горных районах Закавказья (Свириденко, 1934) и в засушливых районах Турции ведет летом ночной образ жизни (Калабухов, 1950).

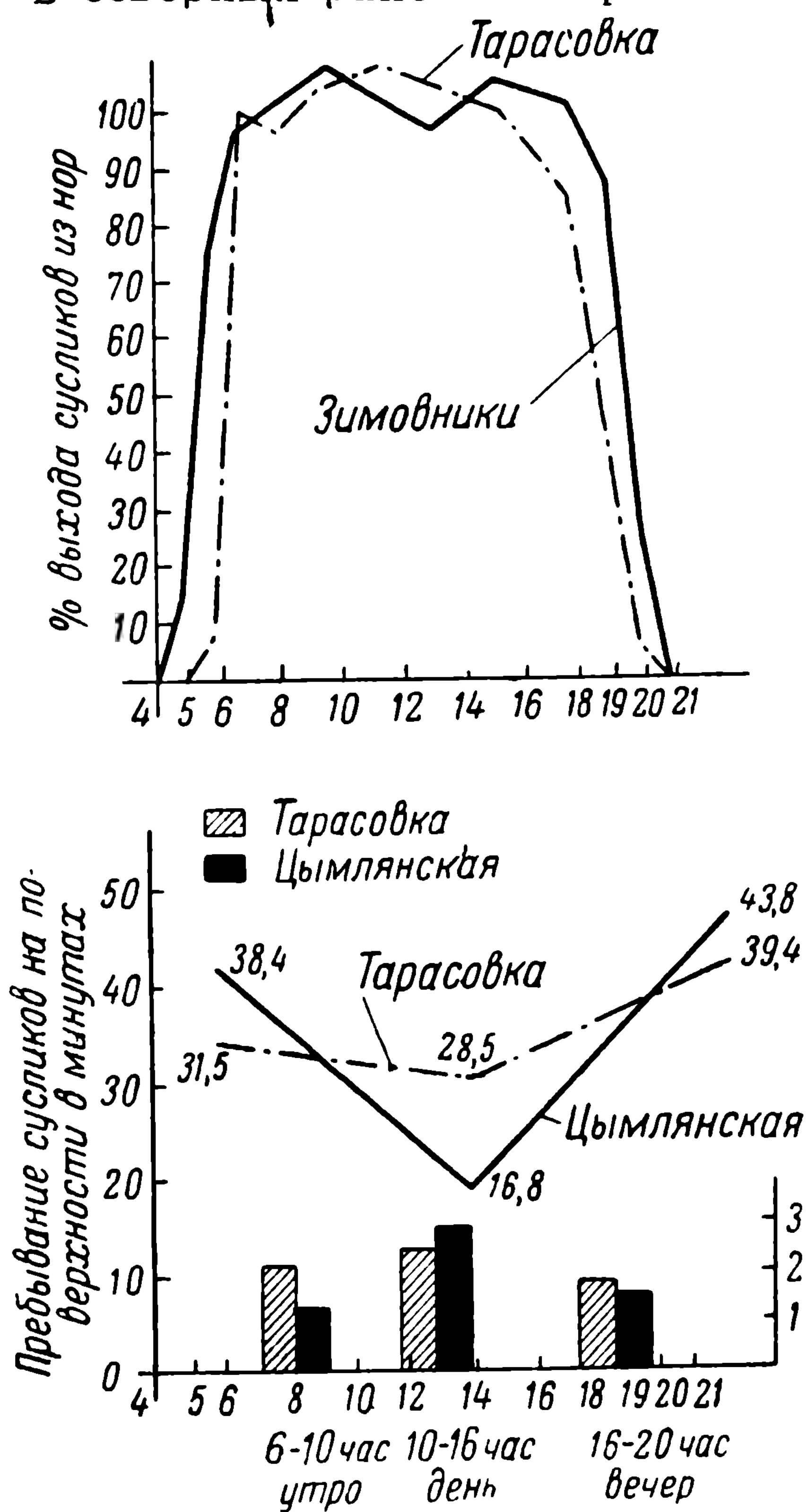


Рис. 73. Географическая изменчивость суточной активности малого суслика в естественных условиях (по Варшавскому, 1941).

Хорошо известен факт изменения активности птиц в северных широтах в период «белых ночей» (Новиков, 1949). Условия существования, и, видимо, в первую очередь условия питания и температуры, изменяют и общую величину активности животных (рис. 74).

Сезонные изменения условий существования, влияя на физиологическое состояние, также сказываются на активности не только пойкилотермных видов, но и млекопитающих и птиц. Для птиц впервые этот факт был обнаружен Шиманским, а для сусликов и мышей — нами (Калабухов, 1939, 1950).

В таблице 25 приведены данные, полученные для этих видов.

Сезонные изменения активности животных в природе связаны и с циклом размножения, а также с неодинаковой подвижностью животных разного возраста (Калабухов и Раевский, 1935).

Изменения нечеткой «многофазной» (полифазной) активности, характерной для молодых животных, на приуроченную к определенному времени суток (ритмическую) у особей старшего возраста показаны для хорьков Калабуховым (1943), для соболей и куниц Пономаревым (1949) и для гусениц дубового шелкопряда Шахбазовым и Сиротенко (1949) (рис. 75).

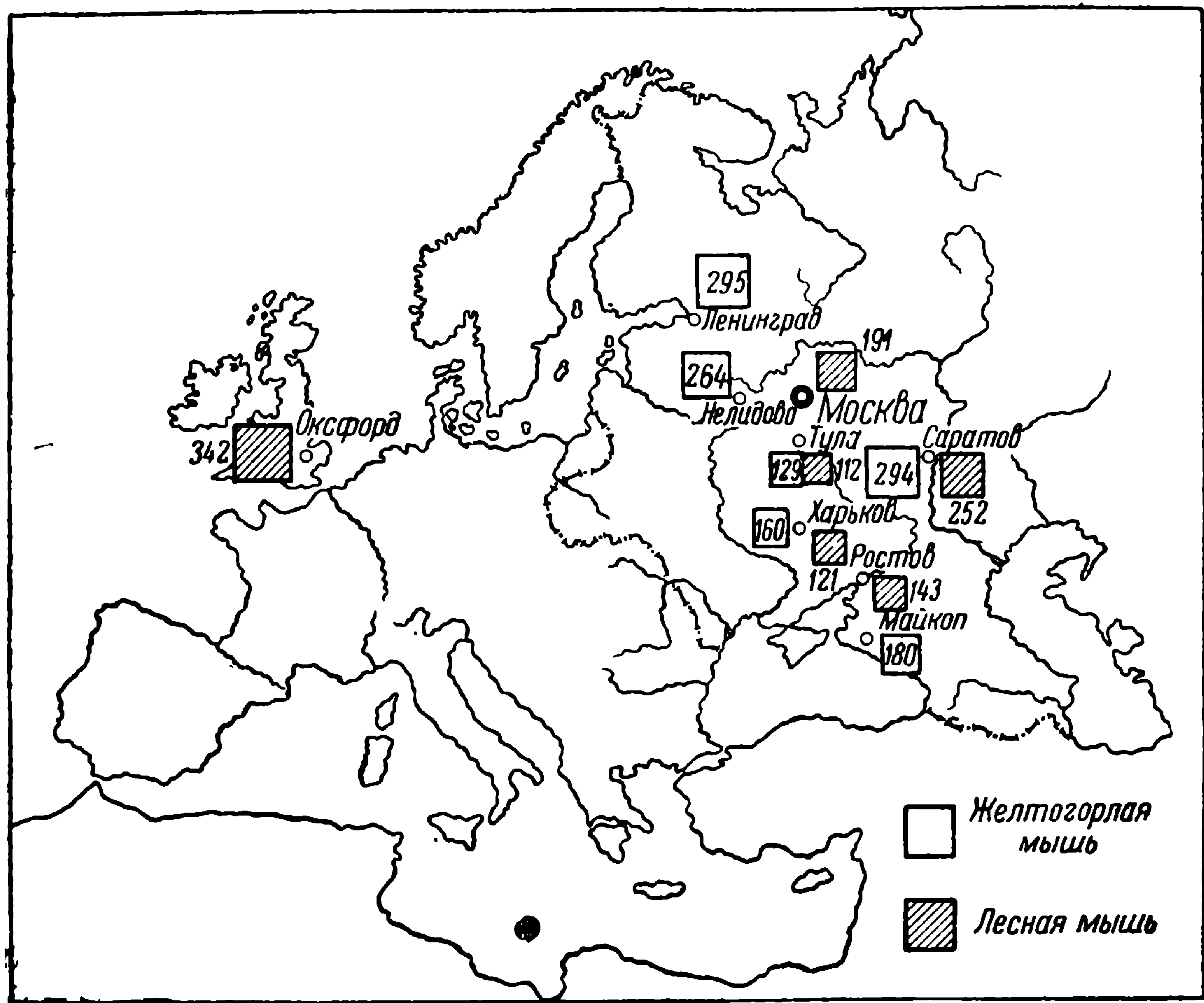


Рис. 74. Географическая изменчивость величины активности у лесных и желтогорлых мышей в минутах (за 24 часа).

Таблица 25

Сезонные изменения активности сусликов и мышей

(за 100% взята максимальная активность)

Вид	Число особей	I период 24.V—29.VI		II период 1.VII—8.IX		III период 26.IX—20.X		IV период 29. XII—18.I	
		Активность животных за 24 часа							
		часы	%	часы	%	часы	%	часы	%
1. Крапчатый суслик *(Citellus suslica)* . .	16	4ч.10м.	100	2ч. 5м.	49,9	0	0	0	0
2. Малый суслик *(Citellus pygmaeus)* .	10	4ч.12м.	100	2ч.18м.	55,0	0	0	0	0
3. Желтогорлая мышь *(Apodemus flavicollis)*.	23	2ч.58ч.	87,6	3ч.23м.	100	2ч.17м.	67,4	1ч.21м.	39,9

Все эти данные говорят о том, что активность животных, представляя одно из важнейших жизненных проявлений организма, весьма тесно связана с влиянием внешней среды.

Поэтому изучение этого показателя у различных видов животных в разные периоды их жизни и в разных условиях существования составляет важную часть экспериментально-экологических исследований.

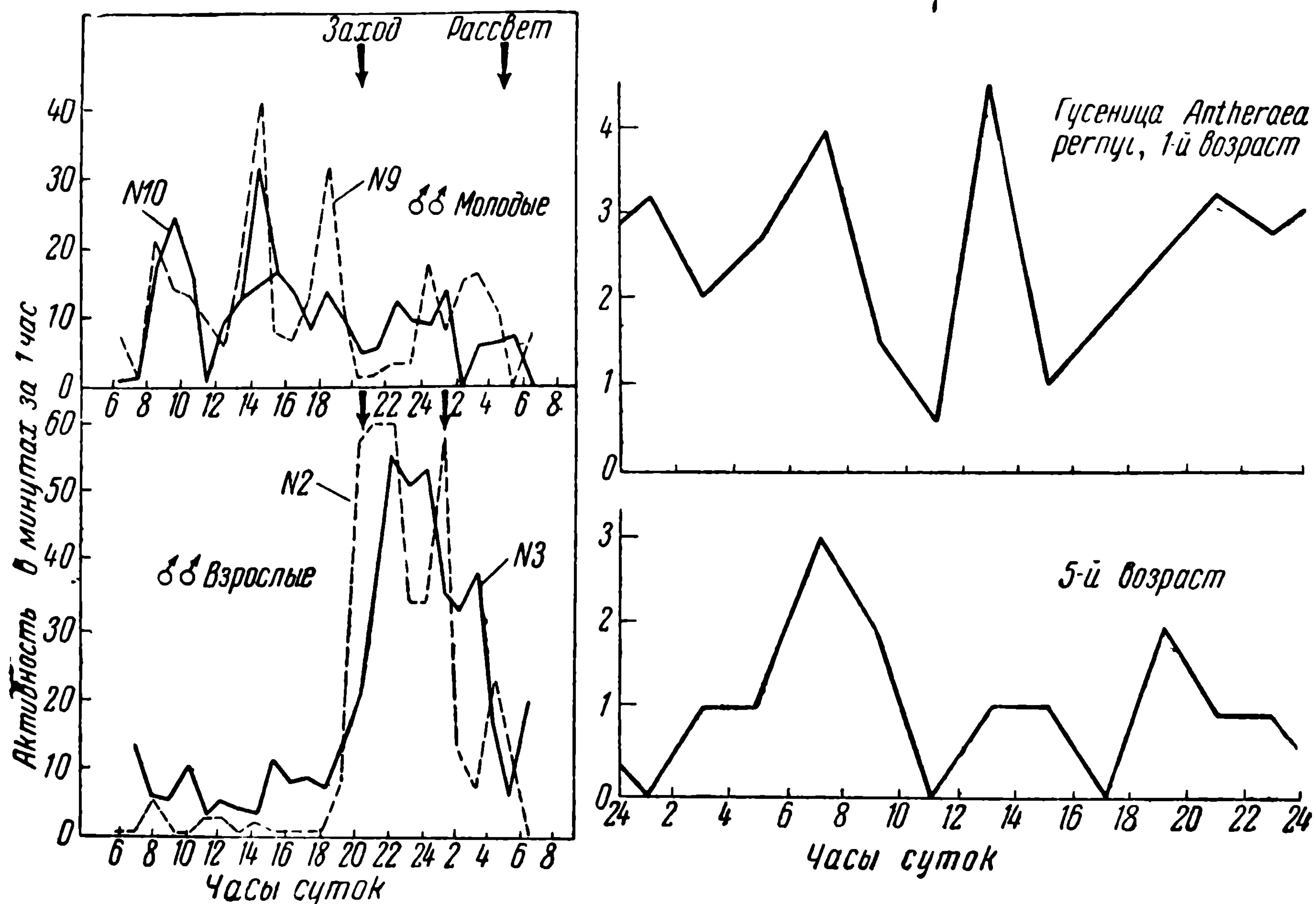


Рис. 75. Возрастная изменчивость суточной активности черных хорьков и гусениц дубового шелкопряда (по Шахбазову и Сиротенко, 1949).

10. Методика изучения суточной активности животных

Изучение суточной активности животных можно производить как в полевых, так и в экспериментальных условиях. В первом случае для этой цели широко применяется *периодический количественный учет животных*. Этот метод, заключающийся для мелких *видов (насекомые и другие беспозвоночные) в периодическом (через 1—3 часа) сборе или подсчете всех встреченных животных* (наземных — с определенной площади, водных — в определенном объеме воды), дает интересные результаты (Беклемишев, 1936; Богоров, 1939).

Для более крупных животных — земноводных, пресмыкающихся, птиц и зверей — обычно применяются косвенные способы учета, путем периодически повторяемого подсчета встречаемых животных на постоянном или временном маршрутах (см. для лягушек —

Терентьев, 1938; Банников и Денисова, 1940; для птиц — Новиков, 1949; для млекопитающих — Насимович и Семенов Тян-Шанский, 1948) или учета попадаемости их в ловушки в сутки при осмотре через 2—3 часа. Учет ловушками возможен лишь при применении живоловок, из которых пойманное животное выпускается обратно. При отлове ловушками и капканами, убивающими животных, их попадаемость будет более или менее соответствовать активности лишь в начале наблюдения и резко упадет в последующие часы в результате вылова и сокращения числа животных. Поэтому данные некоторых исследователей, не учитывавших это необходимое условие, несомненно ошибочны (Элтон, Форд и Бэкер, 1931; Гамильтон, 1937; Наумов, 1948) *.

Приводим пример правильного применения методики учета активности лесных грызунов на площади 1 *га* в лесу близ Змиевской гидробиологической станции Харьковского университета 15—16 июня 1948 г. На этой площади 15 июня в 18 ч. 30 м. были расставлены 25 ловушек (5 линий по 5 ловушек, с интервалом 20 метров между ними). При каждом обходе отловленные зверьки после определения их видовой принадлежности снова выпускались. Осмотры ловушек ночью производились с помощью фонаря (табл. 26).

Таблица 26

Учет суточной активности мышей и полевок при облаве живоловками

№ пп.	Периоды обхода	Желтогорлых мышей	Рыжих полевок	Всего зверьков
1.	15.VI 21 ч. — 21 ч. 30 м. . .	0	5	5
2.	16.VI 0 ч. 30 м. — 1 ч. .	3	2	5
3	16.VI 4 ч. — 4 ч. 30 м. .	3	0	3
4.	16.VI 7 ч. 30 м. — 8 ч. .	0	5	5
5.	16.VI 10 ч. — 10 ч. 30 м. . .	0	4	4
6.	16.VI 13 ч. — 13 ч. 30 м. .	0	5	5
7.	16.VI 17 ч. — 17 ч. 30 м. . .	0	3	3

Данные этого учета показывают приуроченность активности желтогорлых мышей к ночным часам (21 ч. — 4 ч.) и наличие круглосуточной активности с полуночным «перерывом» у рыжих полевок (Наумов, 1948).

Для роющих грызунов применим также способ забивки нор, проверяемых через определенные промежутки времени (Варшавский, 1938; Тихвинский и Соснина, 1939), или раскладывание во входные отверстия нор кусочков стекла. Последний прием с

* Этот прием с известными оговорками все же допустим при очень высокой численности животных, когда вылов сказывается не так заметно. Именно такие условия и существовали в Тульских засеках в 1938 г., когда велись наши наблюдения (*Примечание редактора*).

успехом был применен Н. П. Мироновым (1949). Приводим полученные таким способом данные по учету активности 15 крапчатых сусликов (*Citellus suslica*) близ ст. Зеленино Змиевского района Харьковской области (табл. 27).

Непосредственные наблюдения за дневными животными, например за сусликами, дают еще более точные данные по их поведению (Варшавский, 1938, 1941), особенно если наблюдаемые зверьки предварительно покрашены (Бибиков, 1949). Наконец, широко применяемый для птиц учет их активности по голосам (Промптов, 1937; Шульпин, 1939; Новиков, 1949) может быть использован и для млекопитающих (Кучерук, Кротов, Рюмин и Соколов, 1935).

Наконец, для изучения поведения животных в природе с успехом применяются автоматические способы записи их активности.

Таблица 27

Учет суточной активности крапчатых сусликов путем закрывания выхода из нор стеклами

(6.VI.1949)

Время осмотра (часы)	Из общего числа открыто	В %
7—8	0	0
8—9	1	6,6
9—10	2	13,3
10—11	3	20,0
11—12	5	33
12—13	4	40
13—14	9	60
14—15	3	20
15—16	2	13,3
16—17	4	26,6
17—18	2	13,3
18—19	0	0

Впервые Промптов (1939) проводил автоматическую запись посещений гнезда птицами путем соединения жердочки у входа в

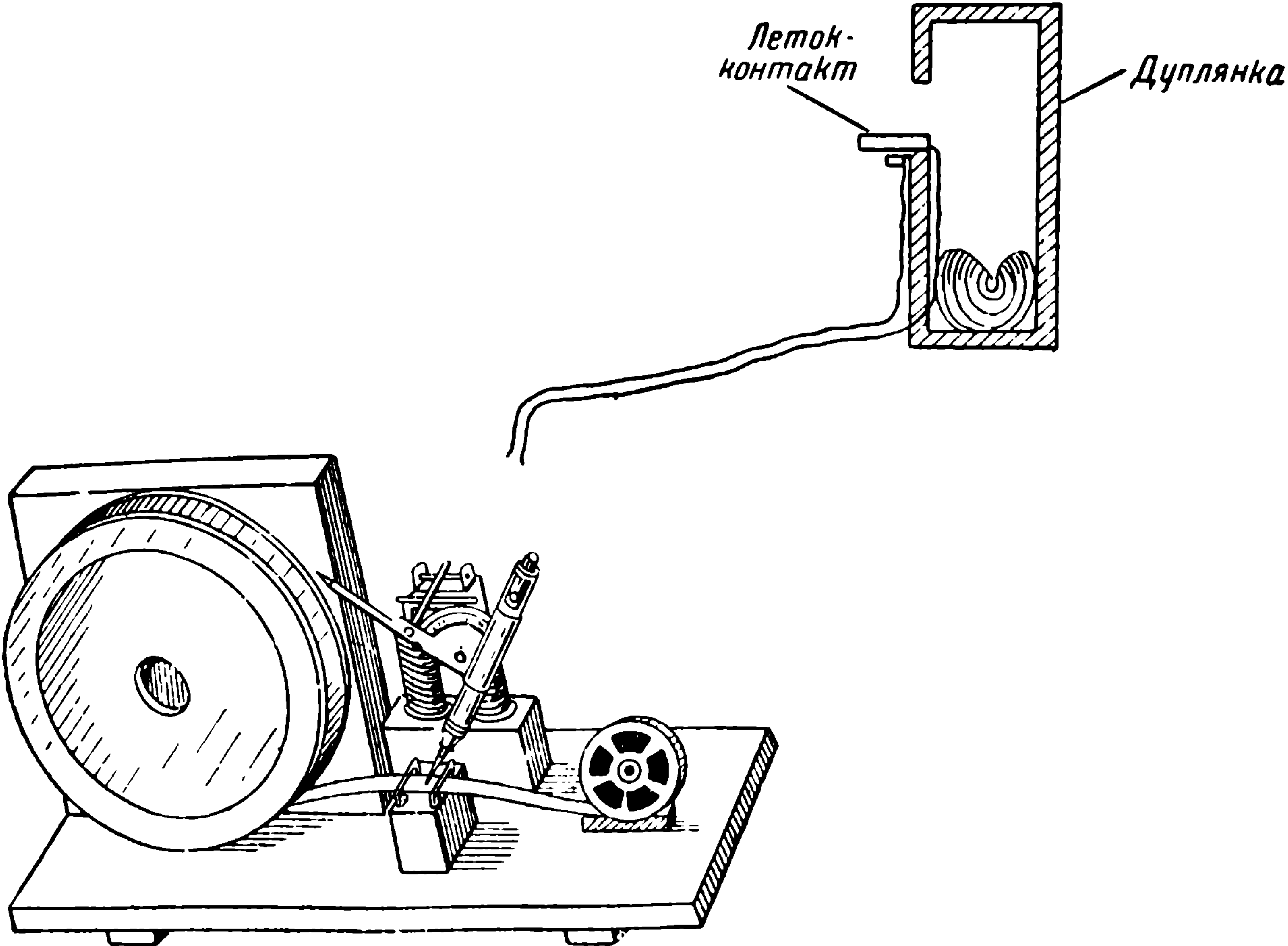


Рис. 76. Актограф для птиц (по Промптову, 1939).

дуплянку (на которую птицы обязательно садятся при прилете и отлете) с контактом, замыкавшим ток в цепи, соединенной с самописцем (рис. 76). Регистрация входа и выхода из гнезд и нор птиц и грызунов по принципу, примененному Промптовым (1939), производилась многими исследователями. Недостаток этого метода за-

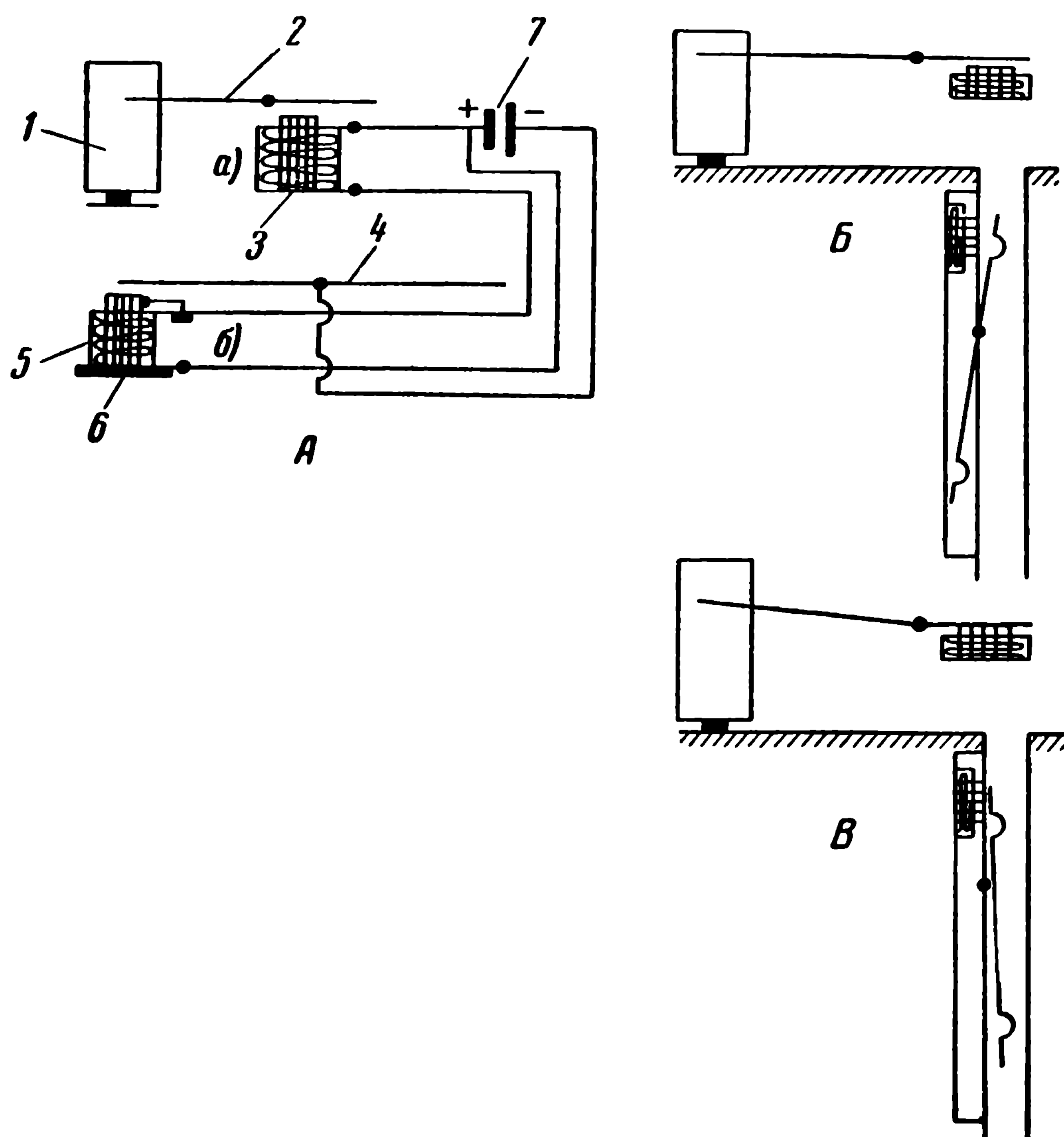


Рис. 77. Актографы для роющих грызунов (сусликов) (по Сивкову, 1950). *А* — Общая схема соединения: *1* — барабан с часовым механизмом; *2* — пишущая стрела; *3* — катушка электромагнита пишущей части прибора (а); *4* — контактная стрела; *5* — катушка электромагнита контактной части прибора (б); *6* — изолирующая прокладка; *7* — батарея. *Б* — Схема действия контактной части прибора в норе при пребывании суслика в норе. *В* — Схема действия контактной части прибора при выходе суслика из норы.

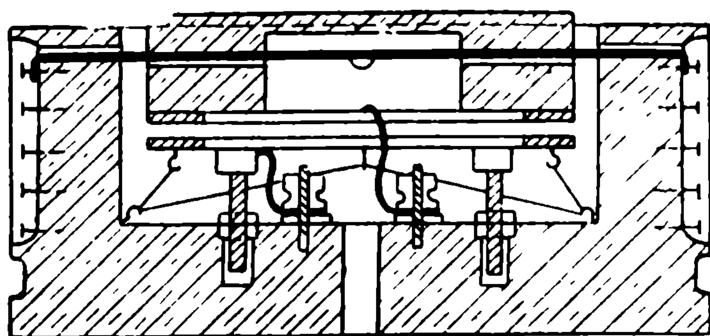
ключается в применении одного контакта для регистрации как входа, так и выхода, что при медленном движении барабана самописца (оборот за 24 часа) может спутать записи входов и выходов и тем извратить все данные. Этот дефект устранен в установке, применяемой на кафедре экспериментальной экологии Харьковского государственного университета для записи активности сусликов. Конструктор этого прибора, студент-дипломник В. В. Сивков,

применял такое сочетание контактов, при котором он получал записи *выхода животных при движении пера кверху* от средней линии, а *входа — книзу* (рис. 77). Наконец, можно применять запись активности, безошибочно регистрирующую время пребывания птицы в гнезде, незаметно вкладывая в него контакт, устроенный по принципу кнопки электрозвонка (Олигер, 1950) (рис. 78).

Пребывание животных в гнезде или в норе можно регистрировать также, вкладывая в них болометр или термоэлемент.

Наконец, хронометраж поведения крупных диких или домашних животных, представляющий особый интерес при их акклиматизации в новых районах (см. Томмэ, 1949), может быть дополнен применением шагомеров, вкладываемых в сумочки на шее животных и осматриваемых через 2—3 часа.

Но все эти наблюдения в природе, даже если они сопровождаются сопоставлением данных по активности с суточными и сезонными колебаниями климатических условий, все же не позволяют точно установить зависимость активности от условий среды. Так, в естественных условиях трудно установить влияние на активность животных сезонных изменений температуры или длительности дня и ночи, поскольку они имеют постепенный характер. Также затруднительно выяснить в природных условиях значение для активности какого-либо отдельно взятого, хотя бы и важного, внешнего фактора.



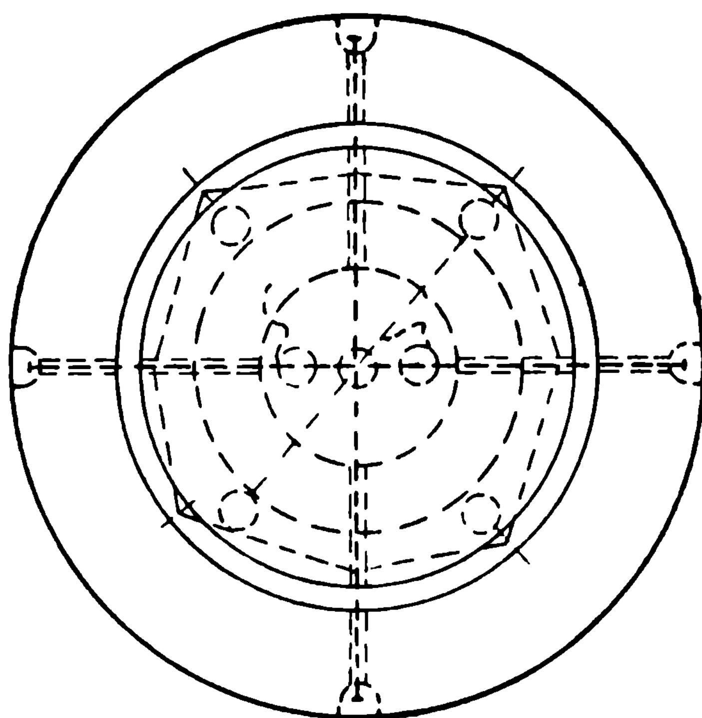


Рис. 78. Контакт для записи активности птиц в гнезде (по Джирстелю, 1935).

Поэтому часто возникает необходимость изучения активности животных и влияния на нее внешних условий в экспериментальной обстановке, где возможно создать любое сочетание температуры, света, влажности и пищевого режима. В этих условиях применяются самопишущие установки различных типов.

Три типа приборов для записи активности — актографов (acto — действую, grapho — пишу) — применялись для этой цели. Первыми и наиболее примитивными были *актографы, записывающие всю активность* животных, включая и движение во время сна. Образцом таких установок явились приборы, примененные Шиманским (1919), Парком (1938) и Щербаковой (1937, 1938). На рис. 79 изображены разные модификации таких приборов, в том числе актографов для мелких животных: насекомых и других беспозвоночных.

Актографы второго типа состоят из двух камер. Одна из них,

в которой животные находятся в период покоя или сна, не имеет подвижного пола. Запись активности идет только во второй, обычно большей по размерам камере, куда животные выходят из гнездовой камеры. Приборы такого типа применялись для грызунов

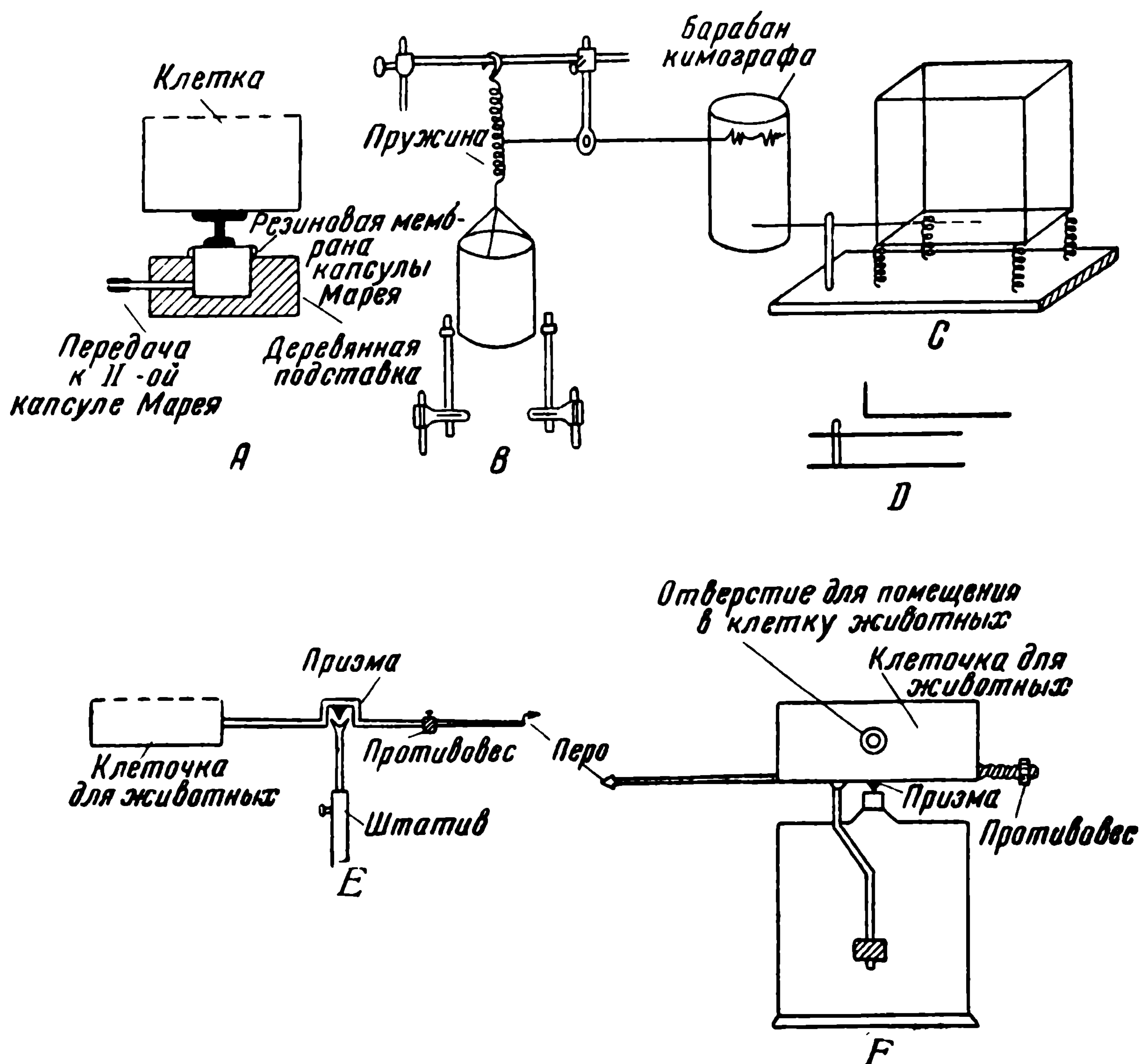


Рис. 79. Актографы для записи всей активности животных (по Калабухову, 1940). *А* — Клетка-актограф с капсулой Марея для мелких животных. *В* — Подвесная клетка на пружине для животных среднего размера. *С* — Клетка на пружинных опорах. *D* — Деталь передачи движения с клетки на перо. *E*, *F* — Актографы для беспозвоночных.

(Калабухов, 1939, 1940; Наумов, 1948) и пресмыкающихся (Черномордиков, 1943, 1946). В последнем случае неподвижное «убежище» и подвижные площадки, на которых велись опыты с ящерицами и змеями, отличались по условиям температуры, влажности и освещения. На рис. 80 изображены актографы такого типа для разных животных.

Для более крупных или, наоборот, для очень мелких животных актографы этого образца неприменимы, так как относительно большая площадь подвижного пола в первом случае делает его очень громоздким и тяжелым, а во втором — площадка оказывается

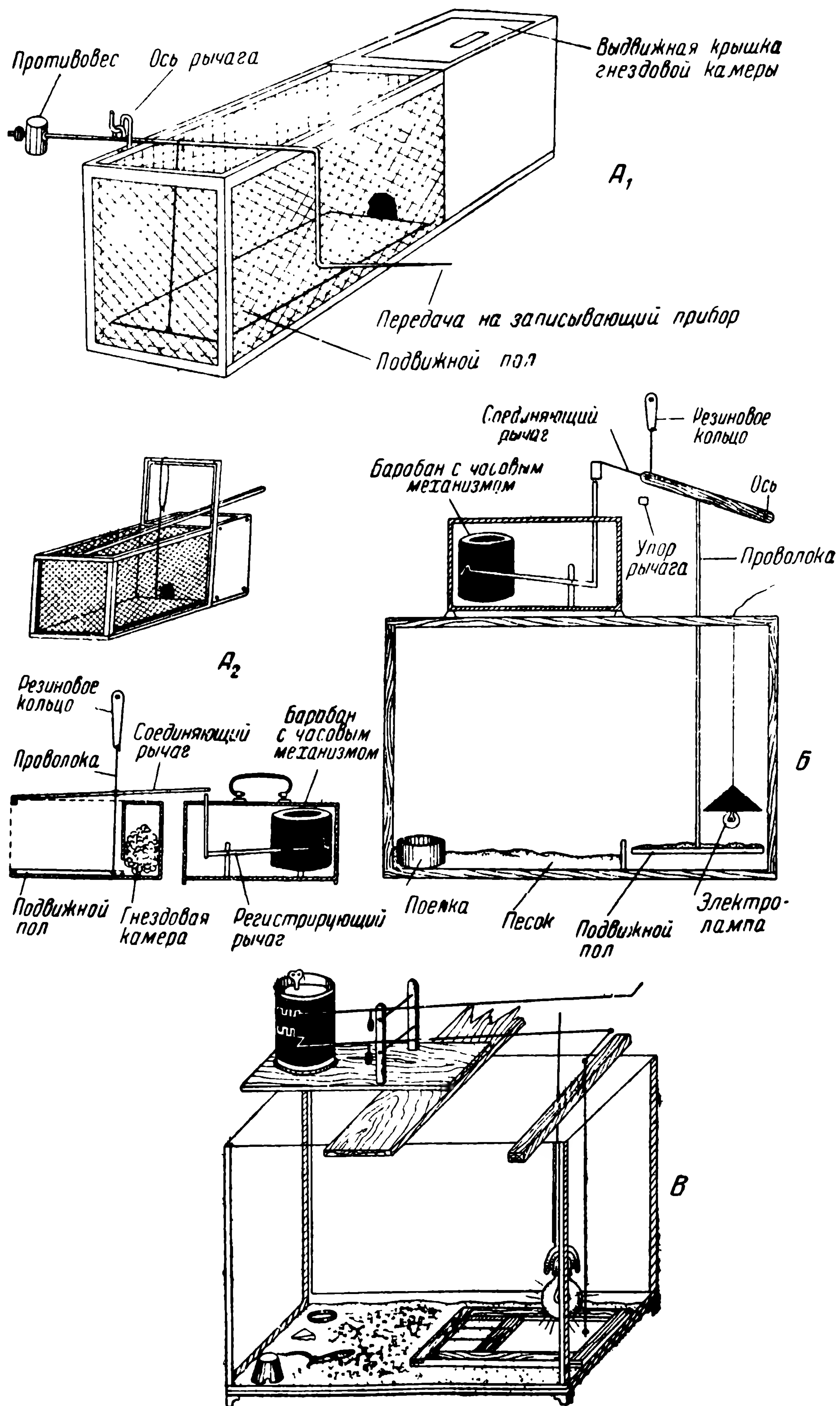


Рис. 80. Актографы с подвижным полом. *А* — Для мышей (по Калабухову, 1939). *Б* и *В* — Для пресмыкающихся (по Черномордикову, 1943, 1950).

нечувствительной к малому весу объекта. Для этих случаев мы предложили конструкцию актографа с обратной записью — от камеры-убежища, из которого животное может входить в клетку или вольеру любых размеров.

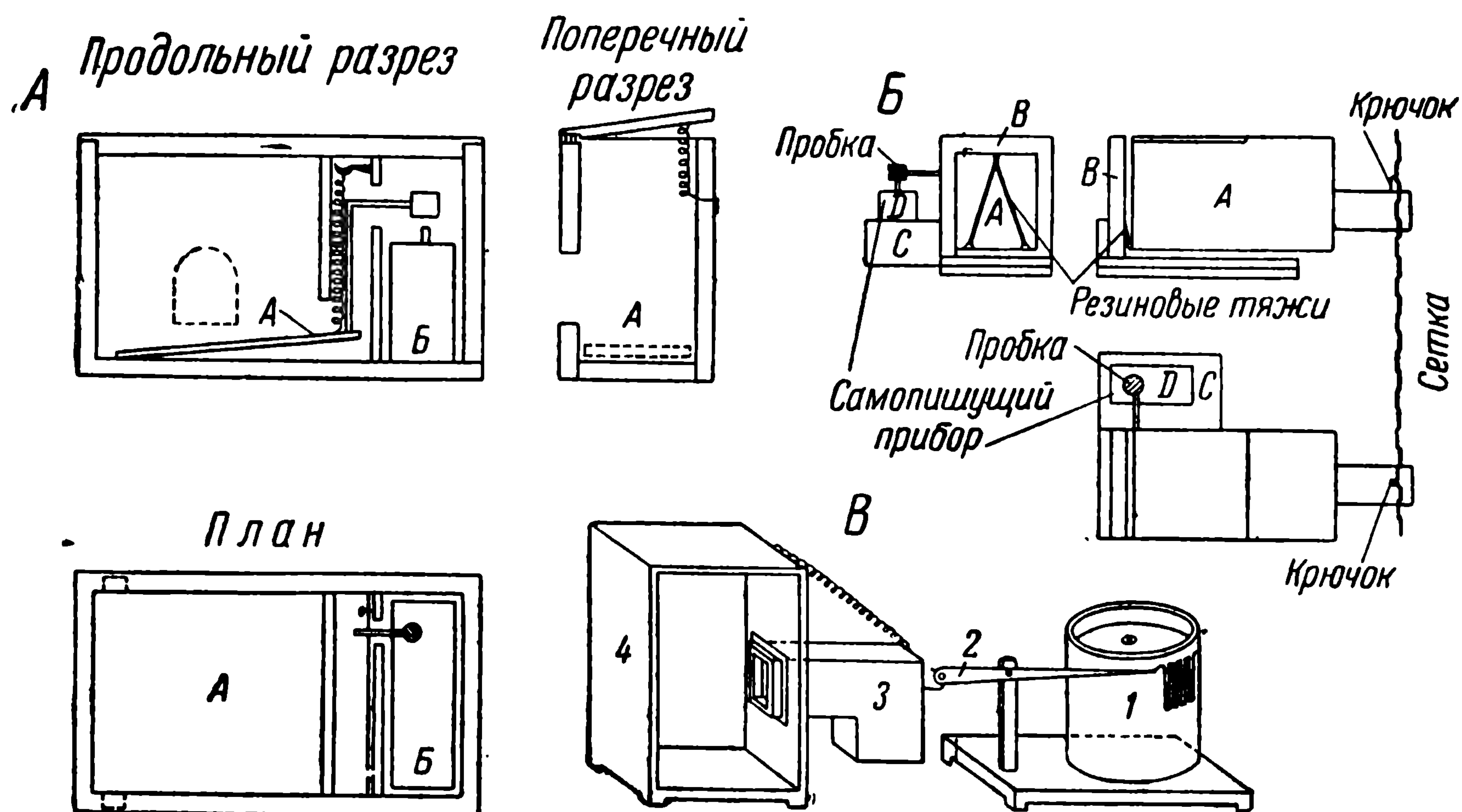


Рис. 81. Актографы с подвижным убежищем. *А* — Для хорьков и лис (по Калабухову, 1943). *Б* — Для соболей и куниц (по Пономареву, 1941). *В* — Для сусликов (по Герасименко, 1950).

Актографы такого типа успешно применялись для хорьков и лисиц (Калабухов, 1943, 1950), соболей и куниц (Пономарев, 1949), землероек (Тупикова, 1949) и сусликов (Герасименко,

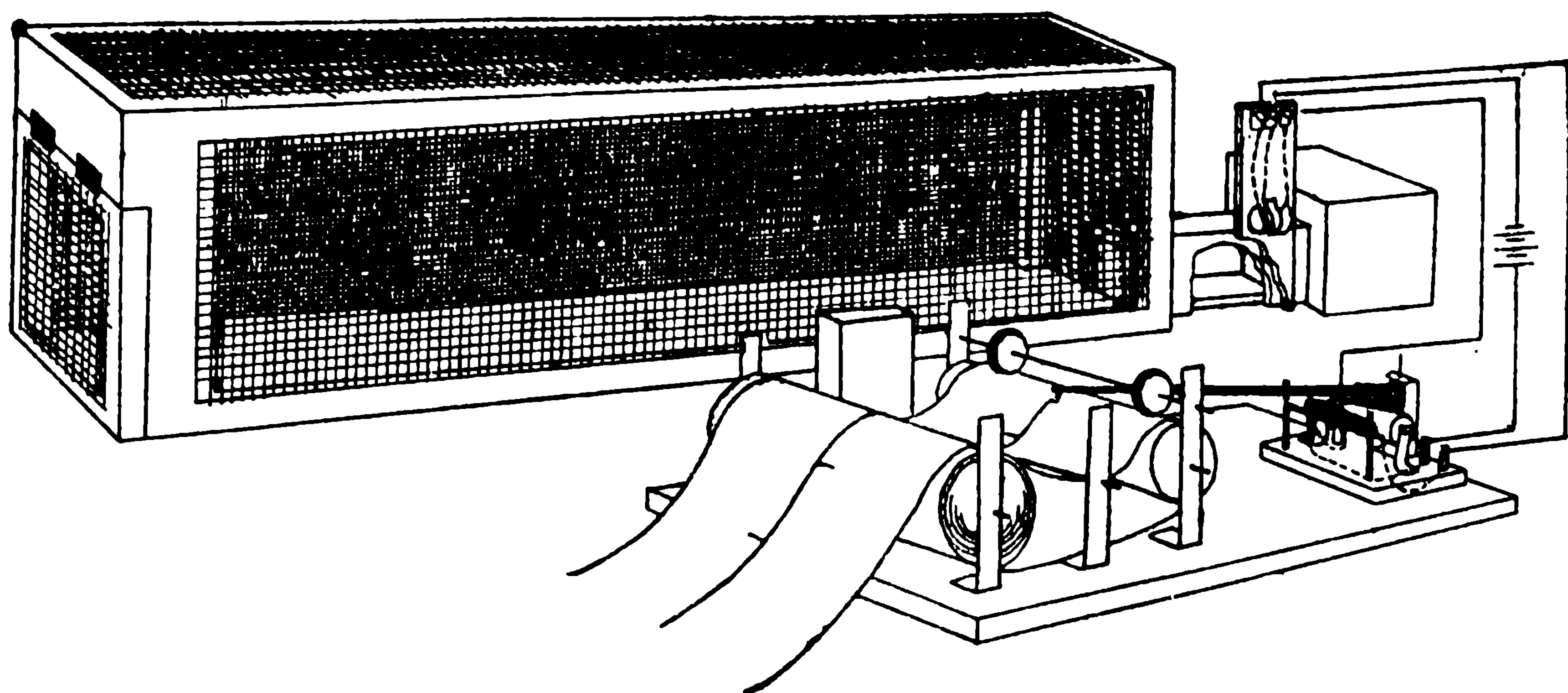


Рис. 82. Актограф для грызунов, регистрирующий вход и выход в убежище (по Бинсю, 1936).

1950). На рис. 81 приведены схемы приборов, примененных этими авторами.

Движение площадок, домиков и дверей, качающихся на рези-

новых шнурах, пружинах или уравновешенных грузами, может быть передано рычагу самописца механическим путем (см. рис. 80 и 81) или путем электрозаписи (рис. 82). В последнем случае движение площадок включает контакт, замыкающий цепь с электромагнитным самописцем. В. В. Черномордиков с успехом использует этот способ в террариуме Московского зоопарка. Здесь записи от актографов, расставленных в разных точках, передаются на барабан самописца, установленного в лаборатории террариума на другом этаже здание (рис. 83)

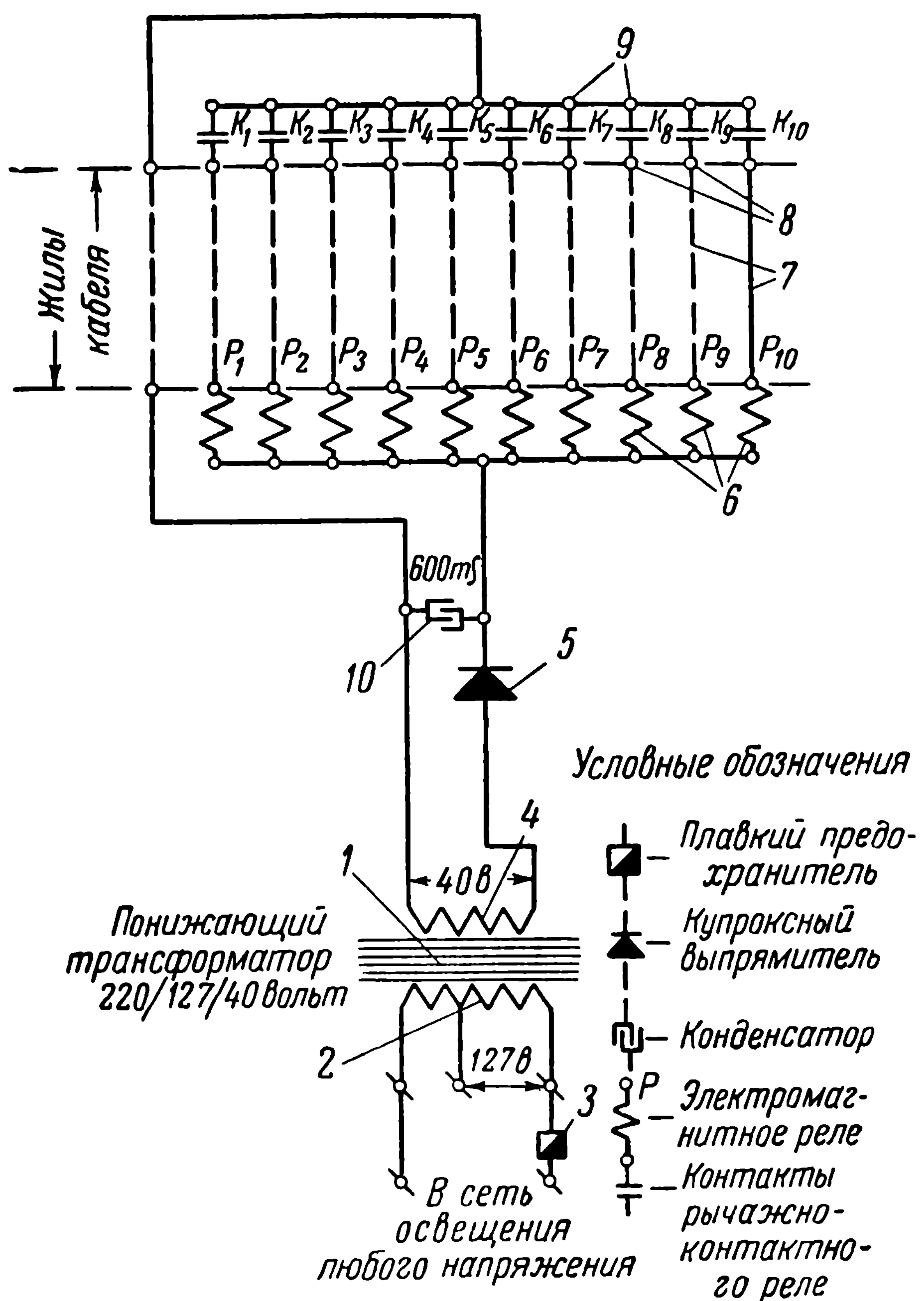


Рис. 83. Схема соединения нескольких актографов при применении электрозаписи активности (по Черномордикову, 1950).

В качестве приборов для записи можно использовать барографы, гигрографы, термографы с суточным оборотом барабана. У таких приборов с недельным оборотом барабана его можно переделать на суточный, заменив шестерни у основания барабана. На барабаны самописцев одевают ленты белой (лучше глянцевой) бумаги, покрытые равномерным слоем копоти от керосиновой лампы или коптилки.

На одном барабане можно вести запись от 2—3 актографов, а если на него одеть высокий тонкостенный цилиндр из металла или картона (чтобы не изменить значительно вес барабана), то — до десятка и даже более.

Произведенные записи фиксируются в растворе канифоли (20% канифоли и 80% спирта-денатурата) и после высушивания обрабатываются следующим образом.

Подсчитывается, сколько миллиметров ленты составляет 1 час, и затем производится *подсчет числа минут активности для каждого часа суток в каждой ленте.* Табл. 28 является образцом

Таблица 28

ОБРАЗЕЦ ЗАПИСИ ДАННЫХ АКТИВНОСТИ В РЕЗУЛЬТАТЕ ОБРАБОТКИ АКТОГРАММ

Условия содержания

Вид животного

Желтогорлая мышь (Apodemus flavicollis Melch).

№ *171* Пол *самец* Возраст *взрослая* Дата поимки *15/VIII 1948* г.

Дата	t°	Свет. часы	Вес в г	Активность в минутах за 1 час																								За 24 часа
				9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	1	2	3	4	5	6	7	8	
8/9 XI-48 г.	11,5°—12,5°		44,0		—	9	—	2	—	1	—	—	3	22	38	27	27	22	11	11	18	22	44	33	34	22	7	353
9/10 XI-48 г.	12,5°				—	—	2	1	—	—	3	—	—	10	38	44	27	28	22	17	16	8	6	6	—	—	--	228
10/11 XI-48 г.	11,5°—9°				—	4	5	—	2	—	1	—	—	—	--	11	38	27	17	10	8	13	4	7	5	—	—	152
12/13 XI-48 г.	9°—10°				—	—	2	1	—	—	1	—	1	1	3	14	17	15	17	11	9	22	3	4	2	—	—	124
13/14 XI-48 г.	11,2°—11°				—	—	—	1	—	5	9	—	—	—	3	2	16	14	17	27	20	12	9	19	—	—	—	153
15/16 XI-48 г.	12,5°				—	—	—	2	—	—	6	1	—	—	4	9	10	34	28	20	9	28	13	4	—	3	—	153
16/17 XI-48 г.	12,5°—13,5°		45,1		—	—	—	3	1	2	—	—	1	—	13	5	1	15	2	3	—	10	—	—	4	—	—	107
Сумма					—	13	9	10	3	8	20	1	4	33	99	112	136	155	97	99	80	115	83	73	45	25	7	1270
Средняя . .					—	1,8	1,2	1,4	0,4	1,1	2,8	0,1	0,7	4,7	14,1	16	13,1	22,1	13,8	14,1	11,4	16,4	11,8	10,4	6,4	3,5	1	181,4

такой обработки актограмм. При этом не нужно забывать, что при применении актографов *второго и третьего типа на ленте будет получаться запись обратного характера.*

Из моделей актографов, применение которых имело широкое распространение за рубежом, надо указать еще на «вращающую клетку». Но, как мы уже отмечали ранее (Калабухов, 1940), использование этого прибора связано с крупными методическими недочетами и, прежде всего, с неестественным положением животного. Поэтому результаты работы авторов, пользовавшихся этим способом записи активности, вызывают большие сомнения.

Несмотря на разнообразие приборов, предложенных для записи активности, они не могут быть использованы для наблюдений за некоторыми группами животных. Активность мелких животных, обитателей водоемов, летающих стадий насекомых и некоторых других объектов не может быть изучена в актографах обычного типа. Для того, чтобы обойти затруднения, прибегали к различным способам. Так, например, для насекомых — обитателей древесины применялась звукозапись их активности, главным образом выражающейся в прогрызании ходов. Простой по устройству прибор для записи активности гусениц бабочек был применен на кафедре экспериментальной экологии Харьковского государственного университета Шахбазовым и Сиротенко (1949). С его помощью регистрировалась пищевая активность гусениц, у которых питание происходит в течение всего периода бодрствования. Поэтому прибор был назван «фагографом» (phago — пожираю, grapho — пишу). Учет производился по выбрасываемым гусеницами экскрементам, причем продолжительность пищеварения предварительно определялась для данного возраста и условий путем кормления голодных гусениц и точного учета времени дефекации. Детали устройства фагографа приведены на рис. 85. Гусеницы двух первых возрастов брались по 5—10 шт., а более крупные (3—5 возраста) поодиночке. Они помещались в стеклянные пробирки, перевернутые отверстием вниз и укрепленные над бумажными или стеклянными воронками (см. рис. 85). В дне пробирочек просверливались отверстия, через которые могла пройти тонкая длинная проволока. К ней ежедневно прикрепляли корм — листочек растения, служащего пищей данному виду гусениц. Пробирки с воронками устанавливались в ряд в специальных штативах так, что нижние отверстия воронок или пробирок приходились над картонной лентой, лежавшей на столе и соединенной тонким шнурком с барабаном актографа. На картонную ленту прикреплялась полоска бумаги, смазанная незастывающим клеем (лучше всего — липкая бумага для мух). По краю картонной ленты наносились деления (от 1 до 24), соответствующие часам суток. Установив ранее, сколько времени при данной температуре протекает процесс пищеварения у гусениц, в полученные фагограммы вносится соответствующая поправка.

При массовых опытах липкую бумагу целесообразнее заменить картонной коробочкой с перегородками, отделяющими секторы, соответствующие 1 часу.

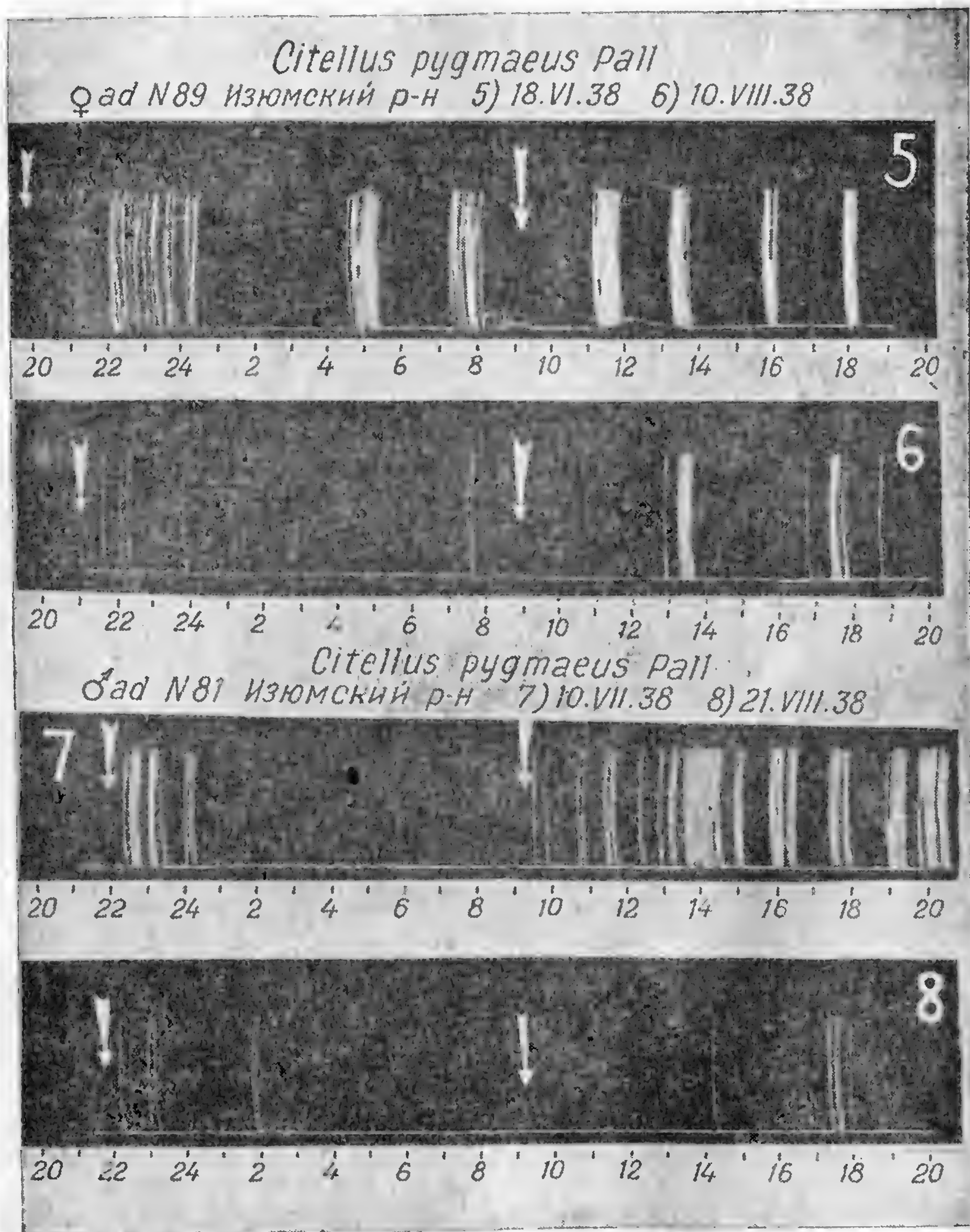


Рис. 84. Образцы актограмм.

Учет пищевой активности животных путем прямой регистрации периодов поедания пищи был впервые применен Е. А. Ганике (1937, 1938) в Институте им. И. П. Павлова в Колтушах. Для этой цели актографы регистрировали движение кормушек и поилок при прикосновении к ним животных. Позднее этот прием для изучения поедания приманок грызунами в природных условиях использовал Спенсер (1938), не указав, однако, на приоритет Ганике в применении этой методики.

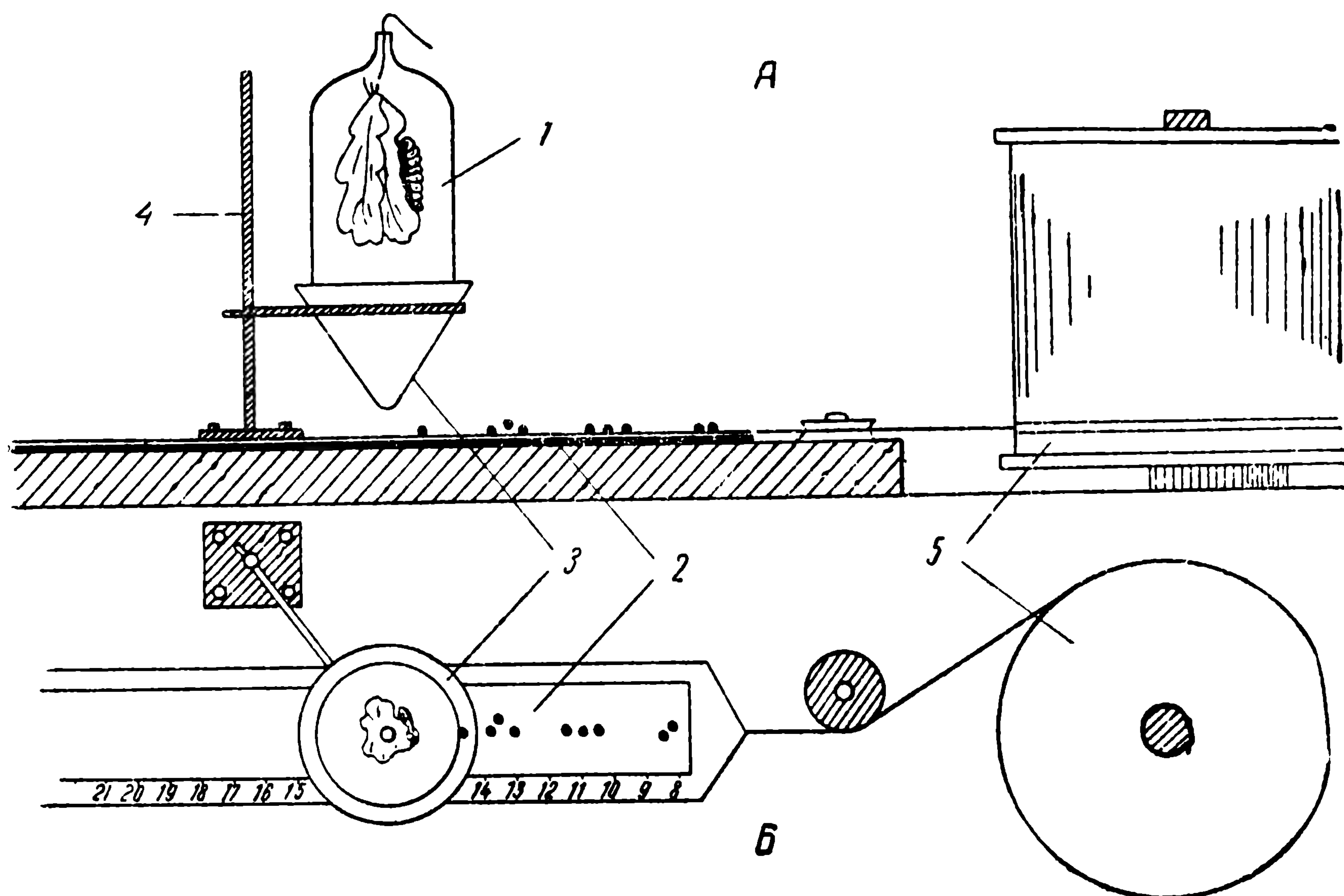


Рис. 85. Фагограф: *А* — вид сбоку; *Б* — вид сверху. *1* — Стеклянный колпак, под которым помещаются гусеницы на ветке кормового растения. *2* — Лента с липкой бумагой, размеченная по часам суток. *3*—Воронка, в которую падают экскременты. *4* — Штатив. *5* — Барабан часового механизма, приводящего в движение ленту под воронкой (по Шахбазову и Сиротенко, 1949).

Изучение пищевой активности животных в природе может быть произведено также путем вскрытия желудков. При проведении количественного учета в течение суток (см. выше, стр. 136) у каждого из добытых за определенный интервал времени животных исследуется содержимое желудка. Разумеется, данный прием применим лишь для массовых видов насекомых, рыб, земноводных, пресмыкающихся, птиц и млекопитающих. На рис. 86 мы приводим данные такого рода, полученные Терентьевым (1938) для ночного вида земноводных — бурой или травяной лягушки (*Rana temporaria*). Наоборот, у дневного вида — (*Rana esculenta*) по данным Банникова и Денисовой (1948), максимум наполнения желудков, когда их вес достигает 14—19,6% веса тела, приходится на 12—16 ч. Сочетание точного учета времени добывания каждого животного с тщатель-

ным исследованием содержимого желудка может дать бесспорно много интересного для изучения суточной ритмики питания различных видов.

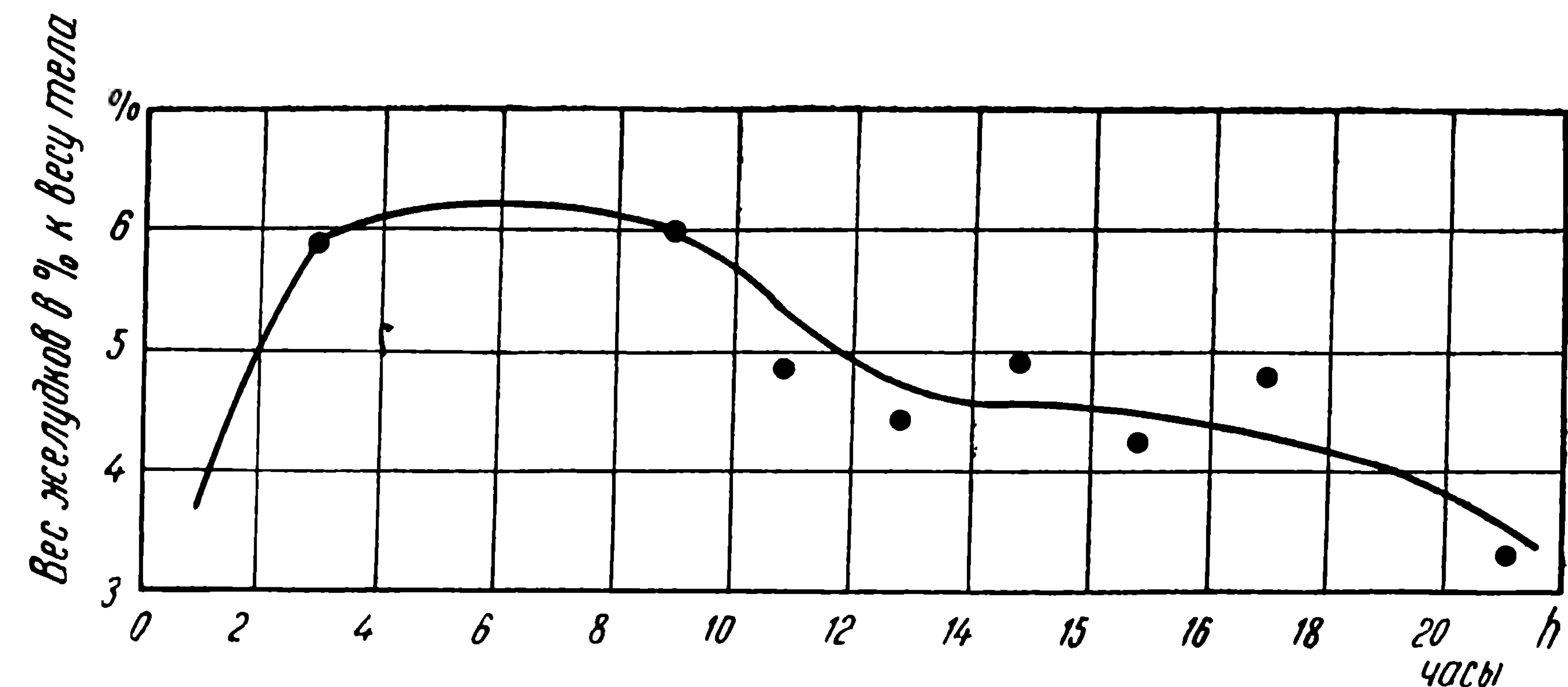


Рис. 86. Кривая пищевой активности лягушек (по Терентьеву, 1938).

11. Методика мечения животных

Одной из важных подсобных методик, широко применяемых в исследованиях по экологии животных, является их мечение. Нанесение меток разного типа, позволяющих индивидуально отмечать каждую исследуемую особь или различать разные популяции (например муравьев из разных муравейников или пчела из разных ульев), производилось для самых различных животных. Изучение перелетов птиц и летучих мышей, миграций рыб и млекопитающих, выяснение продолжительности жизни разных видов в природных условиях, определение в популяции количественных отношений животных разных возрастов, определение периода и пределов суточных передвижений отдельного животного, учет количества животных, поедаемых хищниками, — для всех этих целей широко применяются разные способы мечения.

Беспозвоночные, за исключением групп, имеющих относительно твердые покровы (ракообразные и насекомые), почти не подвергались до сих пор мечению. Для *насекомых* оно применялось неоднократно. Пчелы метятся обычно точками цветного лака на верхней стороне груди. При наличии цветных лаков можно метить индивидуальными знаками сотни пчел. Так, при наличии красного, желтого, зеленого, белого, синего и черного лаков и при нанесении на грудь не более 6 точек сразу, можно дать следующую нумерацию:

№ 1 —	красная	1	точка	№ 11 —	тоже с добавлением	1 желтой	
№ 2 —	»	2	точки	№ 12 —	»	»	»
№ 3 —		3	»	№ 13 —	»	»	
№ 4 —	»	4	»	№ 14 —	»	»	
№ 5 —	»	5	»	№ 15 —	»	»	
№ 6 —	черная	1	точка	№ 16 —	»	»	
№ 7 —	»	2	точки	№ 17 —	»	»	
№ 8 —	»	3	»	№ 18 —	»	»	
№ 9 —	»	4	»	№ 19 —	»	»	
№ 10 —	»	5	»	№ 20 —	»	»	

№ 21 — 30 — тоже с добавлением 1 синей
№ 31 — 40 — » » 1 белой
№ 41 — 50 — » » 1 зеленой

Следующие полсотни можно нумеровать, беря за единицу от 2 до 6 синих и белых точек и добавляя красные, черные, желтые и зеленые.

Обычно же насекомые метятся группами, например: все пчелы из данной семьи метятся зеленой точкой, из другой — красной и т. д.

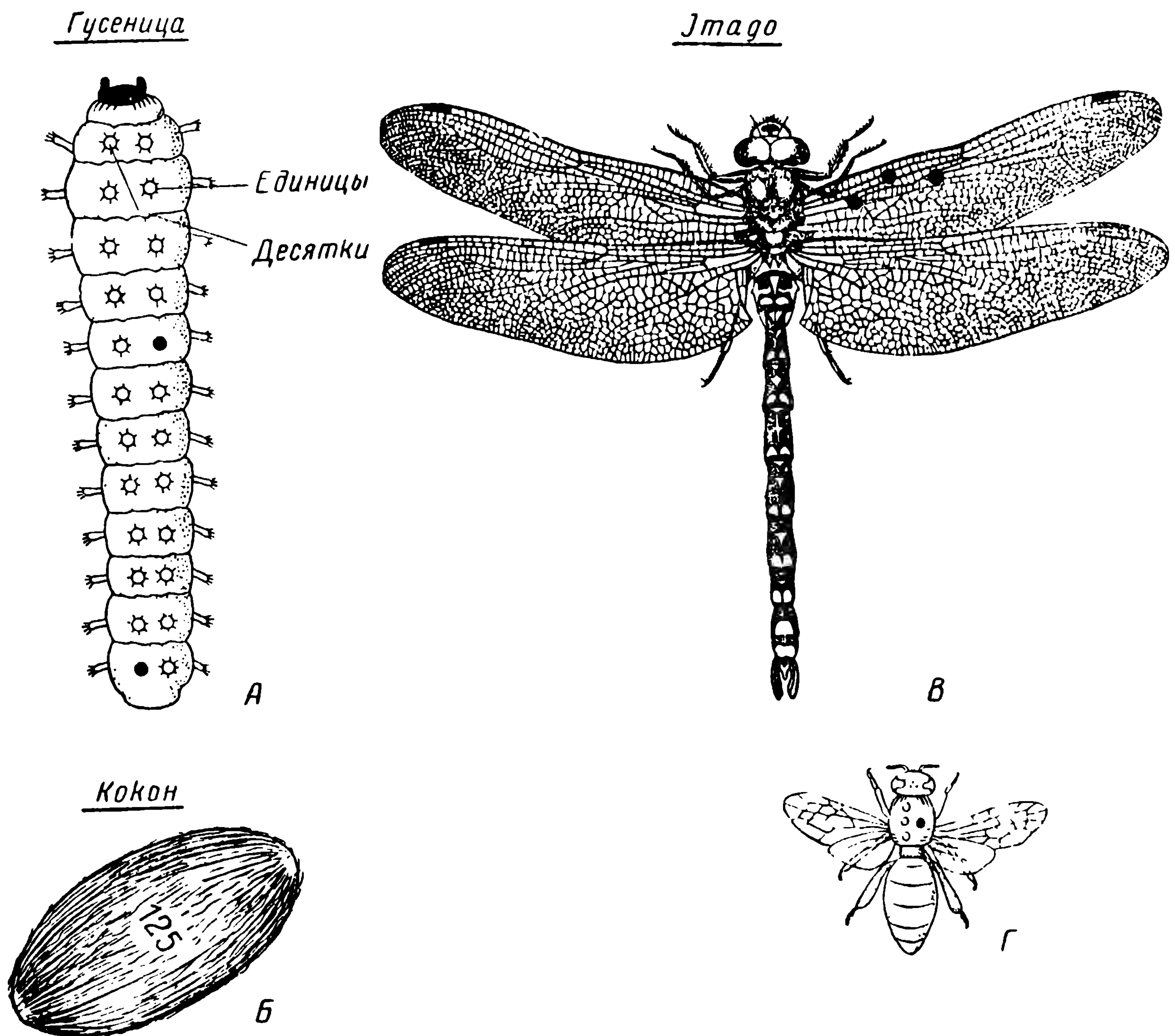


Рис. 87. Метки на теле разных насекомых (ориг.).

Лак для ногтей и другие виды цветных ацетоновых или спиртовых лаков, быстро высыхающие и прочно удерживающиеся на хитиновом покрове насекомых, наиболее пригодны для этой цели. У комаров метки наносятся обычно на крылья. Надкрылья жуков и крылья бабочек позволяют писать на них даже номера. Более сложно метить насекомых на разных стадиях метаморфоза, но тем не менее на кафедре экспериментальной экологии Харьковского государственного университета с успехом метили индивидуально гусениц бабочек, и в частности дубового и грушевого шелкопрядов (*Antherea* и *Saturnia*). Для этой цели лак наносился на симметрично расположенные на спине гусеницы бугорки. Так как таких парных бугорков у гусениц этих видов 12 рядов, то при применении краски только

одного цвета метками на левой стороне, обозначающими десятки, а на правой — единицы, можно пометить более 120 гусениц!

На коконах бабочек можно наносить метки обыкновенной тушью. На рис. 87 изображены метки, нанесенные на разные части тела некоторых видов насекомых в различных стадиях развития. Применение цветных и металлических меток возможно также для ракообразных.

Из низших позвоночных в наиболее широких масштабах мечение применяется для *рыб*. Теперь для этой цели используются не кольца, как это делалось вначале, а метки из нержавеющего металла с номерками. Они прикрепляются к челюстям, жаберной крышке или плавникам рыб. Метки из цветного шелка продевают под спинным плавником. Однако все без исключения метки со временем «выбаливают», т. е. выпадают. Поэтому самым надежным способом, сохраняющимся на долгий срок, является отрезание правого или левого плавника, отдельных его лучей или комбинаций лучей в разных плавниках (кроме хвостового).



Рис. 88. Метки на теле земноводных и пресмыкающихся. (Ориг.).

Земноводные метятся обычно одеванием металлических меток на ногу или на челюсть. Последнее более удобно, в особенности для экспериментальных исследований на массовом материале. Металлические полоски с номером, обычно из алюминия (для этой цели можно использовать кольца для птиц, см. далее), сгибаются так, чтобы кольцо не было зажато полностью, одеваются на нижнюю губу лягушки или жабы и затем сдавливаются с боков так, чтобы не повредить мягких частей дна ротовой полости (рис. 88). Для этой же цели применялись цветные метки из пластмассы.

Пресмыкающиеся могут быть также помечены металлическими метками на ногах или челюстях. Но наличие роговых щитков позволяет широко использовать для этой цели быстро сохнущие цветные лаки. На щитках черепах и крупных видов ящериц можно писать номера, на чешуйках змей и мелких видов ящериц можно прибегнуть к системе мечения цветными точками. Число комбинаций здесь может быть неизмеримо большим, чем у пчел. Можно написать от 1 до 10 точек белого цвета для единиц, от 1 до 10 точек красного цвета для десяток, желтого для сотен и т. д.

Птицы издавна метились в целях изучения их замечательных перелетов. Отсылая за подробным описанием к прекрасным книгам А. Н. Промптова («Сезонные миграции птиц», 1941, и «Птицы в природе», 1949), мы упоминаем здесь лишь основные приемы мечения. Большинство птиц метится кольцами из легкого металла (алюминий), которые можно получить из Бюро кольцевания Главного управления по заповедникам при Совете Министров РСФСР

(Москва, Неглинный пр., д. 21). Кольца бывают нескольких серий, отличающихся размерами и тем, что наиболее крупные, используемые для кольцевания сильных птиц, которые могут попытаться их снять, снабжены замком (рис. 89). Кольца нумерованы по сериям. Кроме того, на них написано латинскими буквами слово «Moskwa». Кольца самых мелких размеров (без замка) применимы не только для кольцевания птиц, но и для мечения млекопитающих (см. далее).

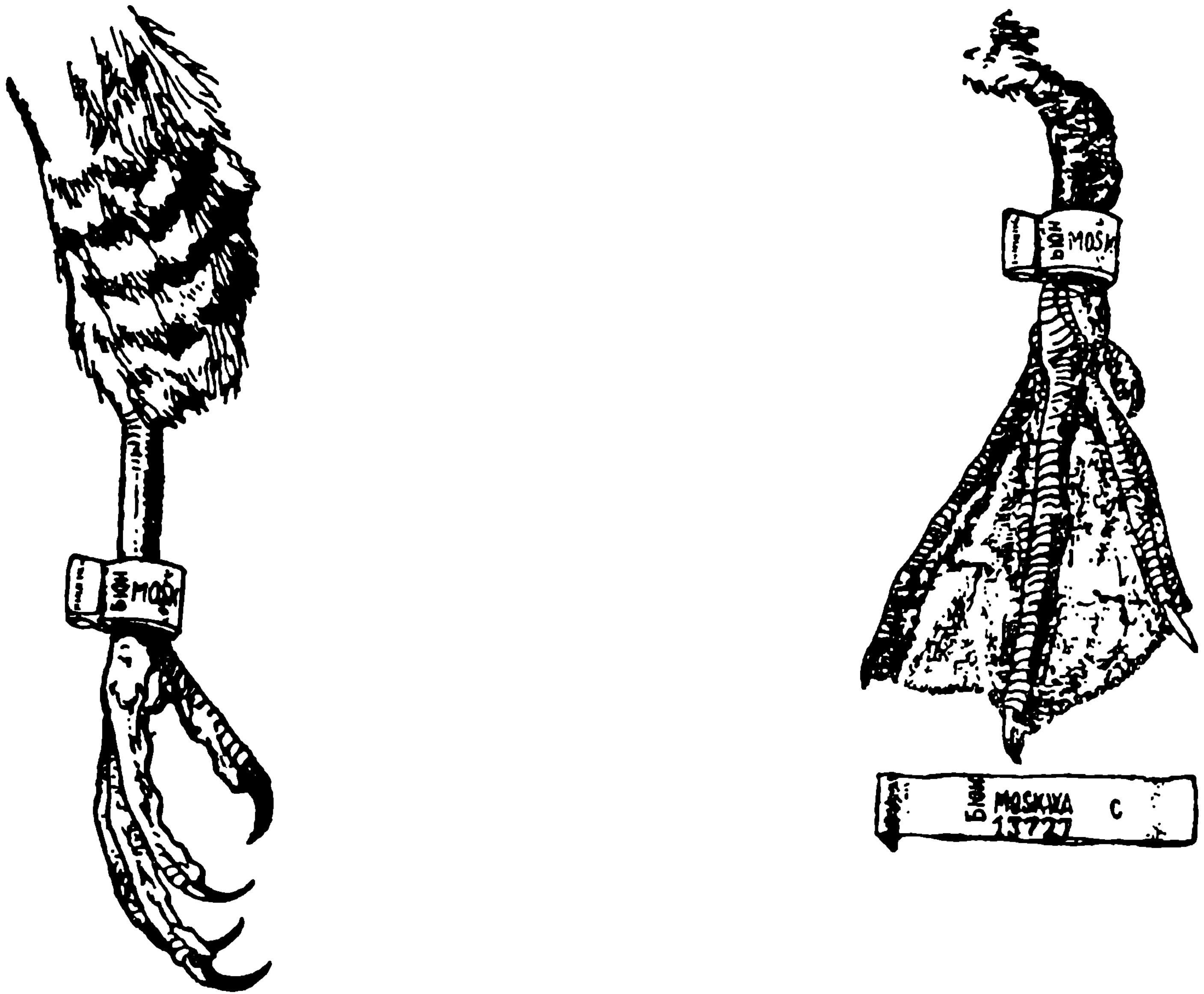


Рис. 89. Кольца на ногах птиц и расправленное кольцо Центрального бюро кольцевания (по Промптову, 1941).

Для пометки небольшого числа особей на шеи птиц можно нашивать цветные ленты или красить перья лаком и анилиновой краской. Применяя окраску перьев хвоста разными яркими красками, можно индивидуально метить до сотни экземпляров, над которыми ведутся наблюдения.

Млекопитающие метятся разнообразными способами. Одевание колец на ногу неприменимо для большинства из этих животных, так как слишком туго зажатая полоска металла ранит ногу, а при слабом сдавливании легко теряется *.

Для ряда видов с плотной, хрящевой ушной раковиной наиболее удобно метить животных путем одевания колец или других меток в уши. Мечение сусликов этим способом впервые в Советском Союзе производили Зверев (1929), Калабухов и Раевский (1935). На

* Павлинин (1948) с успехом метил металлическими кольцами кротов (*Talpa europaea* L.), одевая их на переднюю лапу этого зверька.

рис. 90) показано вставление кольца в ухо малому суслику. Этот способ был также применен Изотовым (1932), Калабуховым и Раевским (1933, 1935) для лесных и домовых мышей и Фенюком и Демяшовым (1936) для песчанок при изучении миграции и выяснении других вопросов их экологии (попадаемость этих зверьков в добычу хищникам, продолжительность жизни и т. д.). Но очевидно, что для многих видов мелких зверьков, и в частности полевок, этот способ неприемлем, так как очень большое число колец теряется

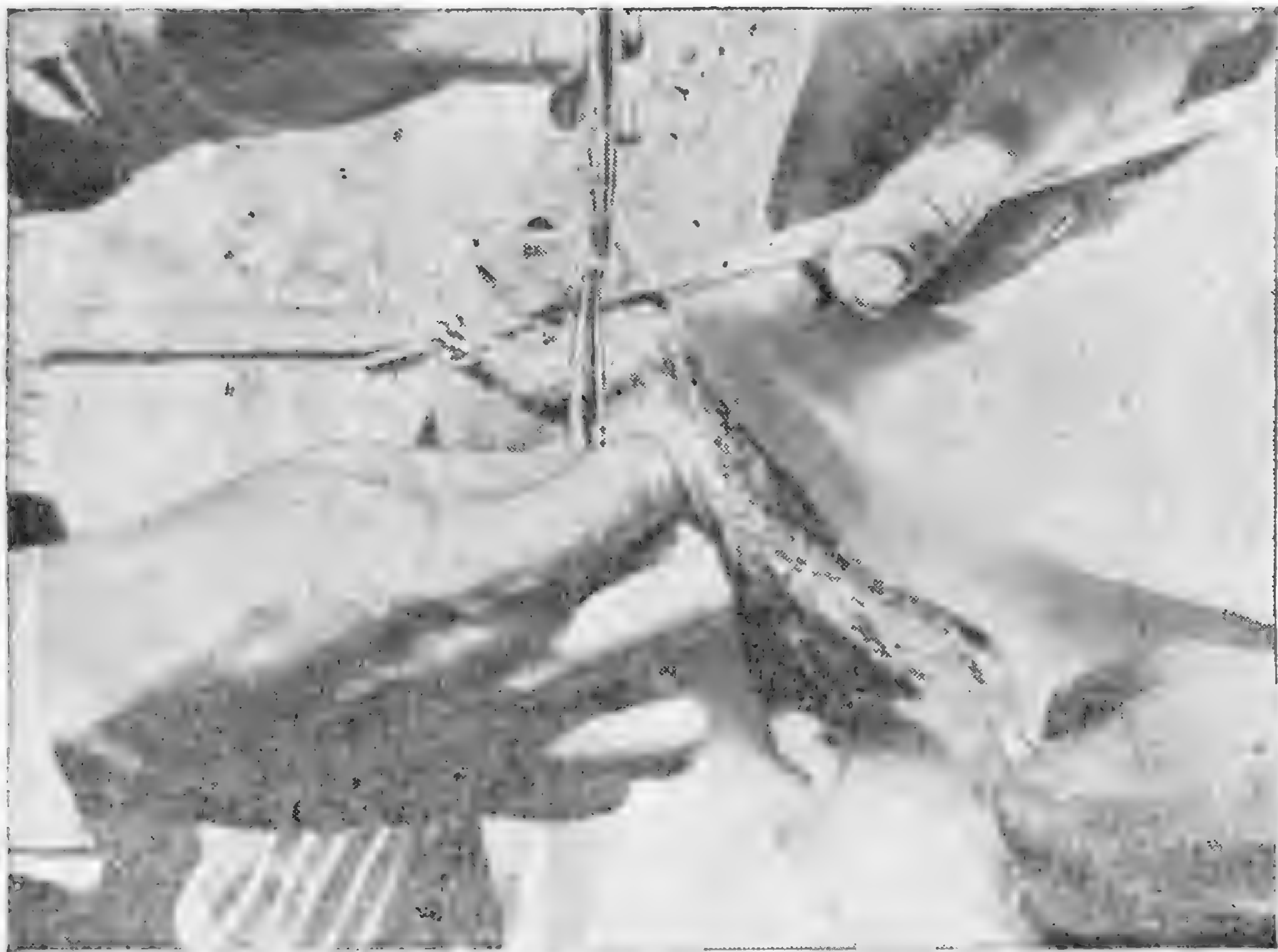


Рис. 90. Мечение суслика путем вставления кольца в ухо.

случайно или вырывается из ушей другими особями. Наоборот, для крупных животных (кролики, зайцы, лисы, песцы) применение таких ушных меток осуществлялось успешно. Представляет интерес меченье зверьков большими метками ярких цветов с черными номерами, позволяющими наблюдать за ними на расстоянии (см. рис. 91 Б). Надевая метки самкам на левое, а самцам на правое ухо, можно также уточнить полевые наблюдения.

Наиболее просто меченье зверьков можно производить, обрезая пальцы их лапок. 10 пальцев на передних лапках могут быть нумерованы единицами и 10 на задних — десятками. Таким образом, обрезая по 1—2 пальца у каждого зверька, можно индивидуализировать первую сотню животных, добавляя один разрез на правом ухе — 2-ю, на левом — 3-ю, по 2 разреза — 4-ю и 5-ю (рис. 91 В). Окраска ушей цветным лаком также применялась в некоторых случаях. Предложен и остроумный способ пометки мелких зверьков краской в ловушках.

Летучих мышей наиболее удобно метить, одевая кольца на кости

предплечья (на крыле), причем для этого приходится делать небольшой прорез в летательной перепонке (см. рис. 91 *Г*).

* * *

В заключение обзора методики экспериментальных исследований по экологии животных может быть предложен следующий примерный план практикума для студентов биолого-почвенных факульте-

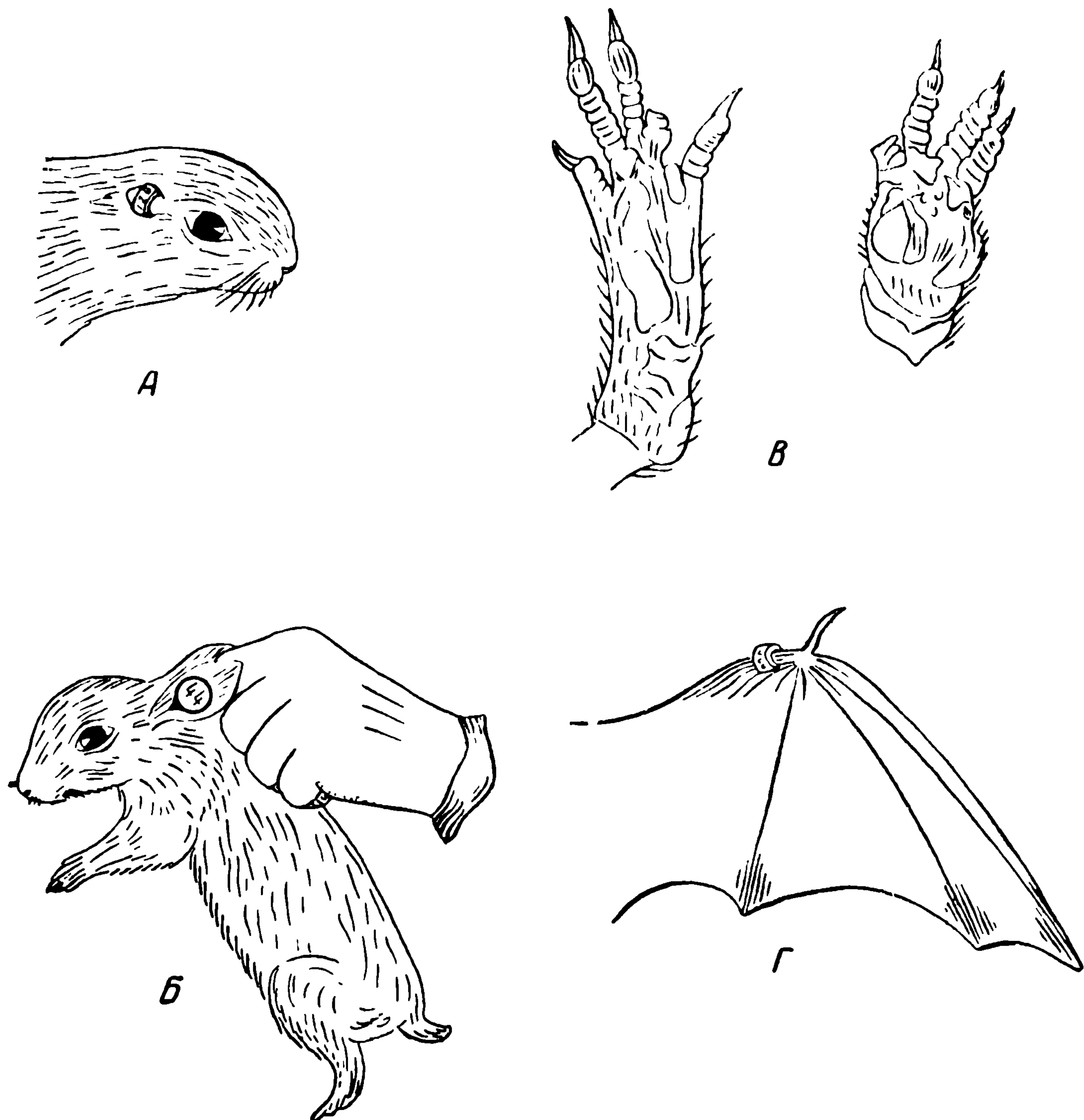


Рис. 91. Метки на теле млекопитающих. (ориг.). *А*—Кольцо на ухе суслика. *Б*—«Кнопки» на ушах кроликов. (№ 44). *В* — Мечение по пальцам (4-й на передней левой лапе и 2-й на левой задней — № 42). *Г*—Мечение летучих мышей.

тов, специализирующихся по экологии животных. По этому плану, рассчитанному на 268 часов, проводились занятия на кафедре экспериментальной экологии Харьковского государственного университета. По понятным причинам, главным образом вследствие технического удобства, ряд задач прорабатывался на беспозвоночных животных, легко добываемых и содержимых в условиях кафедральной лаборатории. План дан в виде перечня задач по отдельным разделам с указанием необходимого на проработку времени. В конце приложен список требуемого оборудования и приводятся справочные таблицы, содержащие данные, необходимые при проведении отдельных работ с помощью различных приборов. Перечисленные материалы, включая и план практикума, подготовлены доц. М. А. Бескровным.

ПРИМЕРНЫЙ РАБОЧИЙ ПЛАН ПРАКТИКУМА ПО ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЙ ЭКОЛОГИИ

(для студентов-экологов IV курса биолого-почвенного факультета)*

№ тем	№ задач	Содержание	Количество часов
1	2	3	4
I		**Методика добывания, мечения и содержания животных**	12 час.
	1	Методика добывания и содержания наземных позвоночных.	
	2	Методика мечения животных.	
	3	Методика измерения, взвешивания и определения пола и возраста наземных позвоночных.	
II		**Методика измерения температуры среды и тела животных**	12 час.
	4	Общее знакомство с приборами для измерения и записи температуры.	
	5	Проверка жидкостного термометра.	
	6	Измерение температуры среды и тела животных при помощи жидкостных термометров.	
	7	Проверка и регулировка термографа.	
	8	Градуировка термоэлементов.	
	9	Измерение температуры тела мелких животных и их убежищ при помощи термоэлементов.	
III		**Методика создания и регулирования определенных температурных условий в эксперименте**	12 час.
	10	Создание и регулирование низкой температуры в эксперименте.	
	11	Поддержание и регулирование высокой (выше комнатной) температуры в эксперименте.	
	12	Создание и регулирование градиента температуры в термоградиент-приборах.	
IV		**Нижняя температурная граница жизни, и явления замерзания, переохлаждения и витрификации у животных**	12 час.
	13	Замораживание и переохлаждение воды.	
	14	Замораживание мелких пойкилотермных животных.	
	15	Переохлаждение насекомых и других мелких животных.	
	16	Витрификация мелких беспозвоночных.	

* План практикума составлен доцентом М. А. Бескровным.

1	2	3	4
V		**Влияние температуры на обмен веществ у животных**	48 час.
	17	Влияние температуры на теплопродукцию у пойкилотермных и гомотермных животных.	
	18	Методика определения интенсивности потребления кислорода животными.	
	19	Влияние температуры на интенсивность потребления кислорода (обмена веществ) у пойкилотермных и гомотермных животных.	
	20	Влияние температуры на продолжительность жизни пойкилотермных и гомотермных животных в условиях голодания.	
VI		**Теплоотдача и теплопроводность покровов у животных**	18 час.
	21	Определение объема и поверхности тела животных для вычисления величины теплоотдачи.	
	22	Методика определения теплоотдачи при помощи кататермометра.	
	23	Определение теплопроводности кожи и меха животных.	
	24	Теплопроводность и структура меха у млекопитающих.	
VII		**Влияние температуры на рост и развитие животных**	18 час.
	25	Влияние температуры на скорость эмбрионального развития животных.	
	26	Температура и стадийность развития у диапаузирующих насекомых.	
	27	Влияние температуры на рост животных.	
VIII		**Влияние температуры на поведение животных**	36 час.
	28	Определение температурных пределов активности и верхней температурной границы жизни мелких пойкилотермных животных.	
	29	Зависимость температурных пределов активности и верхней температурной границы жизни пойкилотермных животных от температурных условий их предварительного содержания.	
	30	Влияние температуры на скорость движения парамеций.	
	31	Определение предпочитаемой животными температуры при помощи термоградиент-приборов.	
	32	Методика изучения суточного цикла активности животных.	
	33	Влияние температуры на суточный цикл активности грызунов.	

1	2	3	4
	34	Влияние температуры на пищевую активность насекомых.	
IX		**Методика измерения и регулирования в эксперименте интенсивности световой, тепловой и ультрафиолетовой радиации**	8 час.
	35	Общее знакомство с методикой измерения и регулирования в эксперименте интенсивности и характера световой радиации.	
	36	Градуировка фотометра из фотоэлемента и гальванометра.	
	37	Измерение освещенности предметов при помощи фотометра из фотоэлемента и гальванометра.	
	38	Измерение и регулирование интенсивности тепловой радиации в эксперименте.	
	39	Методика измерения и регулирования ультрафиолетовой радиации в эксперименте.	
X		**Влияние тепловой, световой и ультрафиолетовой радиации на животных**	24 час.
	40	Влияние тепловой радиации на терморегуляцию пойкилотермных животных.	
	41	Влияние окраски покровов тела животных на терморегуляцию в условиях теплового облучения.	
	42	Определение предпочитаемой животными интенсивности освещения.	
	43	Влияние света на суточный цикл активности животных.	
	44	Влияние ультрафиолетовых лучей на простейших.	
	45	Роль пигментации животных в защите от вредного влияния ультрафиолетовых лучей.	
XI		**Методика измерения и регулирования влажности среды**	12 час.
	46	Общее знакомство с методикой измерения влажности воздуха.	
	47	Измерение влажности воздуха при помощи психрометров.	
	48	Измерение влажности воздуха при помощи гигрометров и гигрографов.	
	49	Измерение влажности воздуха по точке росы при помощи конденсационного прибора.	
	50	Определение влажности твердого субстрата и содержания свободной воды в организме.	
	51	Регулирование влажности воздуха и твердого субстрата в эксперименте.	

1	2	3	4
XII		**Влияние влажности на жизнедеятельность, терморегуляцию и поведение животных**	18 час.
	52	Влияние влажности на жизнедеятельность тихоходок.	
	53	Влияние влажности на жизнедеятельность наземных моллюсков.	
	54	Определение скорости потери воды различными видами земноводных в условиях недостаточной влажности воздуха.	
	55	Влияние влажности воздуха на терморегуляцию у земноводных.	
	56	Определение предпочитаемой роющими животными влажности почвы.	
XIII		**Влияние газового состава и атмосферного давления на животных**	18 час.
	57	Влияние недостатка кислорода в воде на выживаемость водных и земноводных организмов.	
	58	Влияние атмосферного давления на интенсивность дыхания (темп дыхательных движений) у животных.	
	59	Влияние атмосферного давления на показатели красной крови (количество эритроцитов и гемоглобина) у животных.	
	60	Влияние атмосферного давления на поведение животных.	
XIV		**Влияние солености среды на животных**	10 час.
	61	Определение солености среды.	
	62	Влияние солености среды на выживаемость водных животных.	
	63	Влияние солености на выживаемость и поведение простейших.	
	64	Определение предпочитаемой некоторыми роющими животными солености в условиях градиента солености почвы.	
XV		**Влияние реакции среды на животных**	10 час.
	65	Определение реакции (pH) среды.	
	66	Влияние реакции среды на выживаемость водных животных.	
	67	Влияние реакции среды на выживаемость и поведение простейших.	
	68	Определение предпочитаемой некоторыми животными реакции среды в условиях градиента реакции (pH) почвы.	

Список оборудования, реактивов и животных для проведения практикума по экспериментальной экологии (составил М. А. Бескровный)

I. Приборы и инструменты

1. Актинометры.
2. Актографы разных систем.
3. Альтиметры.
4. Барокамеры.
5. Барометр.
6. Весы химико-технические с разновесом (от 0,01 *г* до 200 *г*).
7. Весы Беранже, или динамометры (от 1 *г* до 10 *кг*).
8. Гальванометры стрелочные и зеркальные.
9. Гемоглобинометры Сали.
10. Гигрографы.
11. Гигрометры.
12. Горелки газовые.
13. Горелка кварцевая со всем необходимым оборудованием.
14. Горелка керосиновая.
15. Зажимы Мора или Гофмана.
16. Иглы обыкновенные.
17. Иглы препаровальные.
18. Камера Тома-Цейса.
19. Кататермометры.
20. Кисти волосяные.
21. Корнцанги.
22. Курвиметр.
23. Кусачки.
24. Линейки разные (в том числе — мерные).
25. Ледник (холодильник комнатный, наполняемый снегом или льдом).
26. Ловушки-живоловки.
27. Лопата.
28. Лупы бинокулярные.
29. Лупы ручные.
30. Меланжеры (смесители).
31. Микробиокалориметры.
32. Микроскопы биологические.
33. Молоток.
34. Напильник.
35. Насос Комовского.
36. Нож.
37. Ножницы обыкновенные.
38. Ножницы препаровальные разных размеров.
39. Окуляр-микрометры.
40. Оселок.
41. Отвертки.
42. Переключатели.
43. Пинцеты разных размеров.
44. Плоскогубцы.
45. Политермостат.
46. Прибор для измерения интенсивности ультрафиолетовой радиации.
47. Прибор для определения *pH* (по Михаэлису).
48. Пробойник для пробок.
49. Психрометры (простые, аспирационные и конденсационные).
50. Респирационные приборы разных систем.
51. Рефрижератор (холодильная установка).
52. Рисовальные аппараты.
53. Рулетка.

54. Сачки водные и воздушные.
55. Скальпели разных размеров.
56. Секундомеры.
57. Сушильный шкаф.
58. Стеклорез или алмаз для резки стекла.
59. Столики для фиксации животных.
60. Ступки фарфоровые с пестиками.
61. Термоградиент-приборы.
62. Термографы.
63. Термометры разные (комнатные, водные, химические, Бекмана, максимум-, минимум-, пращ-термометры, угловые и др.).
64. Термопары из константана и медной проволоки разного сечения.
65. Термостаты с терморегуляторами.
66. Фотоградиент-приборы.
67. Фотоэлементы селеновые.
68. Циркули.
69. Часы обыкновенные.
70. Часы песочные (на 1, 2 и 3 минуты).
71. Штангенциркули.
72. Штативы с держателями.
73. Электрические лампы разной светосилы.
74. Электролампы настольные.
75. Электроплитки.

II. Посуда, химикалии и другие материалы

1. Аквариумы.
2. Акватеррариумы.
3. Асбест листовой.
4. Банки стеклянные и металлические разных размеров.
5. Батист (для психрометров).
6. Булавки обыкновенные.
7. Бумага белая обыкновенная и глянцевая (для лент к актографам).
8. Бумага миллиметровая.
9. Бумага наждачная.
10. Бумага черная.
11. Бумага фильтровальная.
12. Бутылки широкогорлые (0,5—1 *л*).
13. Бюксы.
14. Бюретки.
15. Вазелин.
16. Вазелиновое масло.
17. Ванночки препаровальные и фотографические (стеклянные или пластмассовые).
18. Вата гигроскопическая и серая.
19. Ведра обычные и экскурсионные.
20. Вода дистиллированная.
21. Воронки стеклянные и другие, разных размеров.
22. Гвозди разных размеров.
23. Жидкость Гайема.
24. Калий едкий.
25. Канифоль.
26. Картон плотный.
27. Кастрюли или бачки нагрева воды, приготовления охлаждающих смесей и т. п.
28. Керосин.
29. Клей конторский.
30. Клетки для животных.
31. Колбы стеклянные разных размеров.
32. Кольца металлические с номерами (для мечения животных).

33. Краски для прижизненного окрашивания (нейтральная красная или др.).
34. Краски масляные.
35. Кристаллизаторы разных размеров.
36. Лаки цветные для мечения животных.
37. Лизол.
38. Марля.
39. Менделеевская замазка.
40. Натрий едкий.
41. Нитки.
42. Отсадники для животных.
43. Палочки стеклянные.
44. Песок.
45. Подушка кислородная.
46. Полотенца.
47. Почвенные стаканчики.
48. Пробирки разные.
49. Пробки корковые и резиновые разных размеров.
50. Провод звонковый.
51. Провод осветительный.
52. Проволока константановая и медная разных сечений.
53. Резина листовая (для прокладок).
54. Садки для насекомых.
55. Свинец.
56. Серная кислота.
57. Сетка металлическая.
58. Сетка стеклянная или фарфоровая (для прокладок).
59. Склянки разных размеров.
60. Смола.
61. Солевая смесь Вант-Гофа.
62. Соль поваренная.
63. Соляная кислота.
64. Сосуды Дьюара (0,5—1 *л*).
65. Спирт денатурат.
66. Спирт ректификат.
67. Стаканы.
68. Стекла покровные.
69. Стекла предметные (обычные и с лунками).
70. Стекла часовые.
71. Сургуч.
72. Термосы. (0,25—0,5—1 *л*).
73. Террариумы.
74. Трубки металлические, резиновые и стеклянные разного диаметра.
75. Уксусная кислота.
76. Фанера.
77. Халаты.
78. Хлорамин.
79. Хлористый кальций.
80. Цилиндры мерные.
81. Чашки для выпаривания.
82. Чашки Петри.
83. Шторы и футляры для затемнения.
84. Эксикаторы разных размеров.
85. Эфир серный.
86. Ящики деревянные и картонные разных размеров.

III. Подопытные животные и корма для них

1. Мелкие мышевидные и другие грызуны, хищники и их шкурки.
2. Мелкие птицы и их шкурки.
3. Ящерицы, различные земноводные и их яйца.

4. Мелкие рыбы (разных видов).

5. Насекомые (жуки, шелкопряды, пчелы, муравьи, мухи, тараканы и другие) их личинки и яйца.

6. Тихоходки.

7. Наземные улитки (виноградная, садовая), слизни.

8. Дождевые черви.

9. Культуры простейших.

10. Различные зерновые культуры (ячмень, овес, кукуруза, подсолнечник, просо и т. п. — для кормления грызунов).

11. Мука пшеничная (среда и корм для личинок мучного хрущака).

12. Овощи (морковь, капуста, бурак и другие — для кормления грызунов).

13. Личинки мучного хрущака и другие насекомые (для кормления ящериц и земноводных).

14. Дрожжевые культуры и рисовый отвар (для простейших).

СПРАВОЧНЫЕ ТАБЛИЦЫ

1. Значение $1+\alpha_p t$ при температурах от —39° до +49°
(α_p—коэфициент расширения газа при постоянном давлении)

Температура	0°	1°	2°	3°	4°	5°	6°	7°	8°	9°
— 30° и ниже	0,8899	0,8862	0,8826	0,8789	0,8752	0,8715	0,8679	0,8642	0,8605	0,8569
— 20° „ „	0,9266	0,9229	0,9193	0,9156	0,9119	0,9082	0,9046	0,9009	0,8972	0,8936
— 10° „ „	0,9633	0,9596	0,9560	0,9523	0,9486	0,9449	0,9413	0,9376	0,9339	0,9303
0° „ „	1,0000	0,9963	0,9927	0,9890	0,9853	0,9816	0,8780	0,9743	0,9706	0,9670
0° и выше	1,0000	1,0037	1,0073	1,0110	1,0146	1,0183	1,0220	1,0257	1,0293	1,0330
+ 10° „ „	1,0367	1,0404	1,0440	1,0477	1,0513	1,0550	1,0587	1,0624	1,0660	1,0697
+ 20° „ „	1,0734	1,0771	1,0807	1,0844	1,0880	1,0917	1,0954	1,0991	1,1027	1,1064
+ 30° „ „	1,1101	1,1138	1,1174	1,1211	1,1247	1,1284	1,1321	1,1358	1,1394	1,1431
+ 40° „ „	1,1468	1,1505	1,1541	1,1578	1,1614	1,1651	1,1688	1,1725	1,1761	1,1798

2. Величина отношения $\frac{H}{760}$ для атмосферного давления от 700 до 770 *мм* ртутного столба

	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9
770	1,1032	1,0145	1,0158	1,0171	1,0184	1,0197	1,0211	1,0224	1,0237	1,0250
760	1,0000	1,0013	1,0026	1,0039	1,0053	1,0066	1,0079	1,0092	1,0105	1,0118
750	0,9868	0,9882	0,9895	0,9908	0,9921	0,9334	0,9947	0,9961	0,9974	0,9987
740	0,9737	0,9750	0,9763	0,9776	0,9789	0,9803	0,9816	0,9829	0,9842	0,9855
730	0,9605	0,9618	0,9632	0,9645	0,9658	0,9671	0,9684	0,9697	0,9711	0,9724
720	0,9474	0,9487	0,9500	0,9513	6,9526	0,9539	0,9553	0,9566	0,9579	0,9592
710	0,9342	0,9355	0,9368	0,9382	0,9395	0,9408	0,4421	0,9434	0,2447	0,9461
700	0,9211	0,9224	0,9237	0,9250	0,9263	0,9276	0,9289	0,9303	0,9316	0,9329

3. Поправочный коэфициент (ПК) для приведения объема газа к 0° и 760 *мм* давления

Атмосферное давление в *мм* ртутного столба	Поправочный коэфициент (ПК) для t° С:						
	0°	5°	10°	15°	20°	25°	30°
700	0,9211	0,9045	0,8885	0,8731	0,8582	0,8439	0,8299
701	0,9224	0,9058	0,8898	0,8744	0,8595	0,8451	0,8311
702	0,9237	0,9071	0,8911	0,8756	0,8607	0,8463	0,8323
703	0,9250	0,9084	0,8924	0,8769	0,8619	0,8475	0,8335
704	0,9263	0,9097	0,8936	0,8781	0,8631	0,8487	0,8347
705	0,9276	0,9110	0,8949	0,8794	0,8644	0,8499	0,8359
706	0,9289	0,9122	0,8961	0,8806	0,8656	0,8511	0,8370
707	0,9303	0,9135	0,8974	0,8819	0,8668	0,8523	0,8382
708	0,9316	0,9148	0,8987	0,8831	0,8680	0,8535	0,8394
709	0,9329	0,9161	0,9000	0,8844	0,8693	0,8547	0,8406
710	0,9342	0,9174	0,9012	0,8856	0,8705	0,8559	0,8418
711	0,9355	0,9187	0,9025	0,8868	0,8717	0,8571	0,8430
712	0,9369	0,9200	0,9038	0,8881	0,8730	0,8583	0,8442
713	0,9382	0,9213	0,9050	0,8893	0,8742	0,8595	0,8454
714	0,9395	0,9226	0,9063	0,8906	0,8754	0,8607	0,8465
715	0,9408	0,9239	0,9076	0,8918	0,8766	0,8619	0,8477
716	0,9421	0,9252	0,9088	0,8931	0,8778	0,8631	0,8489
717	0,9434	0,9265	0,9101	0,8943	0,8791	0,8644	0,8501
718	0,9447	0,9277	0,9114	0,8956	0,8803	0,8655	0,8513
719	0,9461	0,9291	0,9127	0,8968	0,8815	0,8668	0,8525
720	0,9474	0,9304	0,9139	0,8981	0,8828	0,8680	0,8537
721	0,9487	0,9316	0,9152	0,8993	0,8840	0,8692	0,8549
722	0,9500	0,9329	0,9165	0,9006	0,8852	0,8704	0,8560
723	0,9513	0,9342	0,9177	0,9018	0,8864	0,8716	0,8572
724	0,9526	0,9355	0,9190	0;9031	0,8877	0,8728	0,8584
725	0,9540	0,9366	0,9203	0,9043	0,8889	0,8740	0,8596
726	0,9553	0,9381	0,9215	0,9056	0,8901	0,8752	0,8608
727	0,9566	0,9394	0,9228	0,9068	0,8913	0,8764	0,8619
728	0,9579	0,9407	0,9241	0,9080	0,8926	0,8776	0,8631
729	0,9592	0,9420	0,9254	0,9093	0,8938	0,8788	0,8643
730	0,9605	0,9433	0,9266	0,9105	0,8950	0,8800	0,8655
731	0,9619	0,9446	0,9279	0,9118	0,8963	0,8812	0,8667
732	0,9632	0,9458	0,9292	0,9130	0,8975	1,8824	0,8679
733	0,9645	0,9471	0,9304	0,9143	0,8987	0,8836	0,8691
734	0,9658	0,9484	0,9317	0,9155	0,8999	0,8849	0,8703
735	0,9671	0,9497	0,9330	0,9168	0,9012	0,8861	0,8714
736	0,9684	0,9510	0,9342	0,9180	0,9024	0,8873	0,8726

Атмосферное давление в *мм* ртутного столба	Поправочный коэфициент (ПК) для t°C:						
	0°	5°	10°	15°	20°	25°	30°
737	0,9698	0,9523	0,9355	0,9193	0,9036	0,8885	0,8738
738	0,9711	0,9536	0,9368	0,9205	0,9048	0,8897	0,8750
739	0,9724	0,9549	0,9380	0,9218	0,9060	0,8909	0,8762
740	0,9737	0,9562	0,9393	0,9230	0,9073	0,8921	0,8774
741	0,9750	0,9575	0,9406	0,9243	0,9085	0,8933	0,8786
742	0,9763	0,9588	0,9418	0,9255	0,9097	0,8945	0,8797
743	0,9776	0,9601	0,9431	0,9268	0,9110	0,8957	0,8809
744	0,9789	0,9613	0,9444	0,9280	0,9122	0,8969	0,8821
745	0,9803	0,9626	0,9457	0,9293	0,9134	0,8981	0,8833
746	0,9816	0,9639	0,9469	0,9305	0,9146	0,8993	0,8845
747	0,9829	0,9652	0,9482	0,9317	0,9159	0,9005	0,8857
748	0,9842	0,9665	0,9495	0,9330	0,9171	0,9017	0,8868
749	0,9855	0,9678	0,9507	0,9342	0,9183	0,9029	0,8881
750	0,9868	0,9691	0,9520	0,9355	0,9195	0,9041	0,8892
751	0,9882	0,9704	0,9533	0,8367	0,9208	0,9053	0,8904
752	0,9895	0,9717	0,9545	0,9380	0,9220	0,9065	0,8916
753	0,9908	0,9730	0,9558	0,9392	0,9232	0,9678	0,8940
754	0,9921	0,9743	0,9571	0,9405	0,9244	0,9090	0,8940
755	0,9934	0,9756	0,9584	0,9417	0,9257	0,9102	0,8952
756	0,9946	0,9769	0,9596	0,9430	0,9269	0,9114	0,8963
757	0,9961	0,9782	0,9609	0,9442	0,9281	0,9126	0,8975
758	0,9974	0,9794	0,9622	0,9455	0,9293	0,9138	0,8987
759	0,9987	0,9807	0,9634	0,9467	0.9306	0,9150	0,8999
760	1,0000	0,9820	0,9647	0,9480	0,9318	0,9162	0,9011
761	1,0013	0,9833	0,9660	0,9492	0,9330	0,9174	0,9023
762	1,0026	0,9846	0,9672	0,9505	0,9343	0,9186	0,9035
763	1,0039	0,9859	0,9685	0,9517	0,9355	0,9198	0,9046
764	1,0053	0,9872	0,9698	0,9529	0,9367	0,9210	0,9058
765	1,0066	0,9885	0,9710	0,9542	0,9379	0.9222	0,9070
766	1,0079	0,9898	0,9723	0,9554	0,9392	0,9234	0,9082
767	1,0092	0,9911	0,9736	0,9567	0,9404	0,9246	0,9094
768	1,0105	0,9924	0,9748	0,9579	0,9416	0,9258	0,9106
769	1,0119	0,9937	0,9761	0,9592	0,9428	0,9270	0,9118
770	1,0132	0,9949	0,9774	0,9604	0,9441	0,9282	0,9129
771	1,0145	0,9962	0,9786	0,9617	0,9453	6.9294	0,9141
772	1,0158	0,9975	0,9799	0,9629	0,9465	0,9307	0,9153
773	1,0171	0,9988	09,812	0,9642	0,9477	0,9319	0,9165
774	1,0184	1,0001	09,825	0,9654	0,9490	0,9331	0,9177
775	1,0197	1,0014	09,837	0,9667	0,9502	0,9343	0,9189
776	1,0210	1,0027	09,850	0,9679	0,9514	0,9355	0,9200

4. Предельное насыщение воздуха водяными парами

Температура	0°	0,5°	1°	1,5°	2°	2,5°	3°	3,5°	4°
—10° и ниже	2,15	2,07	1,99	1,91	1,84	1,76	1,69	1,63	1,56
0° „ „	4,57	4,41	4,25	4,10	3,95	3,81	3,67	3,54	3,41
0° и выше	4,57	4,74	4,91	5,09	5,27	5,46	5,66	5,86	6,07
+10° „	9,14	9,45	9,77	10,09	10,43	10,78	11,14	11,50	11,88
+20° „	17,36	17,91	18,47	19,04	19,63	20,24	20,86	21,50	22,15
+30° „	31,51	32,43	33,37	34,33	35,32	36,33	37,37	38,43	39,52
+40° „	54,87	56,35	57,87	59,43	61,02	62,65	64,31	66,01	67,76

5. Психрометрическая таблица для определения относительной влажности воздуха по психрометру Августа при атмосферном давлении 755 *мм* Hg и скорости ветра = 0,8 *м* в 1 сек.

t°	Психрометрическая разница																	
	1°	2°	3°	4°	5°	6°	7°	8°	9°	10°	11°	12°	13°	14°	15°	16°	17°	18°
	Относительная влажность в процентах																	
5°	84	68	53	38	24													
6°	85	70	55	41	27	13												
7°	85	71	57	43	30	16												
8°	86	72	59	46	34	21	8											
9°	87	73	61	48	36	25	13											
10°	87	74	62	50	39	28	16											
11°	87	75	63	52	41	30	19	8										
12°	88	76	65	54	43	33	22	13										
13°	89	77	66	56	45	35	25	16										
14°	89	78	67	57	47	37	28	18	9									
15°	89	78	68	58	49	39	30	21	13									
16°	89	79	69	59	50	41	32	24	15									
17°	90	80	70	61	52	43	34	26	18	10								
18°	90	80	71	62	53	44	36	28	20	13								
19°	90	81	72	63	54	46	38	30	23	16								
20°	91	81	72	64	55	47	40	32	25	18	11							
21°	91	82	74	65	57	49	41	34	27	20	14							
22°	91	82	74	66	58	50	43	36	29	22	16							
23°	91	83	74	66	59	52	44	38	31	25	18	12						
24°	91	83	75	67	60	53	46	39	32	26	20	14						
25°	92	83	76	68	61	54	47	40	34	28	22	16	11					
26°	92	84	76	69	62	55	48	42	36	30	24	18	13					
27°	92	84	77	69	63	56	49	43	37	31	26	20	15					
28°	92	85	77	70	63	57	51	45	39	33	27	22	17	12				
29°	92	85	78	71	64	58	52	46	40	34	29	24	19	14				
30°	92	85	78	71	65	59	53	47	41	36	30	25	21	16	11			
31°	92	85	79	72	65	59	53	48	42	37	32	27	22	17	13			
32°	93	86	79	72	66	60	54	49	43	38	33	28	24	19	14	11		
33°	93	86	79	73	67	61	55	50	44	39	34	30	25	21	16	12		
34°	93	86	80	73	67	62	56	51	45	41	36	31	27	22	18	13		
35°	93	86	80	74	68	62	57	51	46	42	37	32	28	24	19	15	11	
36°	93	87	81	75	69	63	57	52	47	43	38	33	29	25	20	17	13	
37°	93	87	81	75	69	64	58	53	48	44	39	35	31	27	23	19	15	12
38°	93	87	81	75	70	64	59	54	49	44	40	36	31	27	23	19	16	12
39°	94	87	82	76	70	65	59	55	50	45	41	37	33	29	24	21	17	14
40°	94	88	82	76	70	65	60	56	51	46	42	38	34	30	25	22	18	15

(в *мм* ртутного столба) при разных температурах

4,5°	5°	5,5°	6°	6,5°	7°	7,5°	8°	8,5°	9°	9,5°
1,50	1,44	1,38	1,32	1,27	1,22	1,17	1,12	1,07	1,00	0,99
3,28	3,16	3,04	2,93	2,82	2,72	2,61	2,51	2,42	2,33	2,24
6,28	6,51	6,74	6,97	7,22	7,47	7,72	7,99	8,27	8,55	8,84
12,27	12,67	13,09	13,51	13,95	14,40	14,86	15,33	15,82	16,32	16,83
22,83	23,52	24,23	24,96	25,70	26,47	27,26	28,07	28,89	29,74	30,62
40,64	41,78	42,96	44,16	45,39	46,65	47,94	49,26	50,61	52,00	53,41
69,54	71,36	73,23	75,13	77,08	79,07	81,11	83,19	—	—	—

6. Психрометрическая таблица для определения относительной влажности воздуха по психрометру Ассмана при атмосферном давлении 755 *мм*

$t°$	Психрометрическая разница																	
	1°	2°	3°	4°	5°	6°	7°	8°	9°	10°	11°	12°	13°	14°	15°	16°	17°	18°
	Относительная влажность в процентах:																	
5°	86	72	58	45	32	19	6											
6°	86	73	60	47	35	23	10											
7°	87	74	61	49	37	26	14											
8°	87	75	63	51	40	29	18	6										
9°	88	76	64	53	42	31	21	11										
10°	88	76	65	54	44	34	24	14	5									
11°	88	77	66	56	46	36	26	17	8									
12°	89	78	68	57	48	38	29	20	11									
13°	89	79	69	59	49	40	31	23	14	6								
14°	90	79	70	60	51	42	33	25	17	9								
15°	90	80	71	61	52	44	36	27	20	12								
16°	90	81	71	63	54	46	37	30	22	15	8							
17°	90	81	72	64	55	47	39	32	24	17	10							
18°	91	82	73	65	56	49	41	34	27	20	13							
19°	91	82	74	66	58	50	43	36	29	22	15							
20°	91	83	74	66	59	52	44	37	30	24	18							
21	91	83	75	67	60	53	46	39	32	26	20	14						
22°	92	84	76	68	61	54	47	40	34	28	22	16						
23°	92	84	76	69	62	55	48	42	36	30	24	18	13					
24°	92	84	77	70	63	56	49	43	37	31	26	20	15					
25°	92	84	77	70	63	57	50	44	38	33	27	22	17					
26°	92	85	77	71	64	58	52	46	40	34	29	24	19	14				
27°	92	85	78	71	65	58	52	47	41	36	30	25	21	16				
28°	93	85	78	72	65	59	53	48	42	37	32	27	22	18	13			
29°	93	86	79	72	66	60	54	49	43	38	33	28	24	19	15	11		
30°	93	86	79	73	67	61	55	50	44	39	34	30	25	21	17	13		
31°	93	86	80	73	67	62	56	50	45	40	36	31	27	22	18	14	10	
32°	93	86	80	74	68	62	57	51	46	41	37	32	28	24	20	16	12	
33°	93	87	80	74	69	63	58	52	47	42	38	33	29	25	21	17	14	10
34°	93	87	81	75	69	64	58	53	48	43	39	34	30	26	22	19	15	12
35	93	87	81	75	69	64	59	54	49	44	40	36	31	27	24	20	16	13
36°	94	87	81	75	70	65	59	55	50	45	41	37	32	29	25	21	18	14
37°	94	87	81	76	70	65	60	55	51	46	42	38	34	30	26	22	19	16
38°	94	88	82	76	71	66	61	56	51	47	43	39	35	31	27	24	20	17
39°	94	88	82	77	71	66	61	56	52	47	43	39	35	31	28	25	21	18
40°	94	88	82	77	71	67	62	57	53	48	44	40	36	33	29	26	23	19

ЛИТЕРАТУРА *

I. Предисловие и введение

Алексеева Г. И., 1941. Влияние температуры и влажности воздуха на рост и развитие молодняка свиней. Сб. «Гигиена сельскохозяйственных животных», стр. 82—85.

Алексеева Г И., 1948. Влияние относительной влажности на азотистый обмен и картину крови у подсвинков. Труды Института ботаники и зоологии Среднеазиатского гос. университета, стр. 34—51.

Быков К. М., 1950. Развитие идей И. П. Павлова (задачи и перспективы). Научная сессия, посвященная проблемам физиологического учения И. П. Павлова. Акад. наук СССР, стр. 13—53.

Гайворонский И. И. и Аверкиев М. С., 1949. Метеорологический практикум. Гидрометиздат, стр. 1—310.

Данилевский А. С. и Гейспиц К. Ф., 1948. Влияние суточной периодичности освещения на сезонную цикличность насекомых. Докл. Акад. наук СССР, т. IX, № 2, стр. 337—340.

Калабухов Н. И., 1936. Спячка животных. Медгиз, стр. 1—207 (2-е изд., 1946, Сов. Наука, стр. 1—211).

Калабухов Н. И., 1946. Сохранение энергетического баланса организма как основа процесса адаптации. Журн. общ биол., т. VII, № 6, стр. 417—424.

Калабухов Н. И., 1948. Периодические явления в жизни животных. Журн. «Наука и жизнь», № 4, стр. 9—12.

Калабухов Н. И., 1950. Эколого-физиологические особенности животных и условия среды. Харьков, стр. 1—270

Кашкаров Д. Н., 1945. Основы экологии животных. 2-е изд., Учпедгиз, стр. 1—383.

Кожанчиков И. В., 1937. Экспериментально-экологические методы исследования в энтомологии. Изд. ВАСХНИЛ, стр. 1—208.

Ларионов В. Ф., 1945, Смена покровов и ее связь с размножением у птиц. Уч. зап. МГУ, Биология, вып. 88, стр. 1—95.

Лысенко Т. Д., 1948. Агробиология, 4-е изд., стр. 3—70.

Лысенко Т. Д., 1948. Агробиология, 4-е изд., стр. 454—522.

Новиков Г. А., 1949. Полевые исследования экологии наземных позвоночных животных. М., стр. 1—601.

Павлов И. П., 1926. Лекции о работе больших полушарий головного мозга. ОГИЗ, стр. 1—432.

Пшеничный П. Д., 1948. Проблемы направленного воспитания молодняка сельскохозяйственных животных. Журн. «Агробиология», № 4, стр. 18—36.

Ралль Ю. М., 1947. Методика полевого изучения грызунов и борьбы с ними. Ростов, стр. 1—159.

Светозаров Е. И., Штрайх Г., 1940. Свет и половая периодичность животных. Журн. «Усп. совр. биол», т. XII, вып. 1, стр. 25—51.

Штейман С. И., 1948. Совершенствование молочного стада. Сельхозгиз, стр. 1—96.

Allee W. C., Emerson A. E., Park O., Park T. and Schmidt K. P., 1949. Principles of animal ecology. Saunders, Phil.Lond. p. 1—837.

II. Действие температуры среды на жизнедеятельность животных и методика изучения влияния температуры

Алпатов В. В., 1934. Среда и рост животных. Сб. «Рост животных», стр. 326—365.

Алпатов В. В., 1939. Выживание протоплазмы при температуре жидкого воздуха. Журн. «Усп. совр. биол.», т. X, вып. 3, стр. 539—540.

Алпатов В. В., 1948. Многодневное выживание оплодотворенных яиц кролика при низких температурах. Журн. «Усп. совр. биол.», т. XXV, вып. 2, стр. 297—298.

---

* При повторении литературных источников в следующих разделах после фамилии автора и года опубликования ставится цифра — номер раздела, в котором ссылка дана полностью.

Антошкина Е. Д., 1939. Онтогенетическое развитие терморегуляции. I. Развитие терморегуляции у крыс, выращиваемых в нормальных условиях. II. Развитие терморегуляции у крыс, выращиваемых в условиях высокой и низкой температуры. Физиол. журн. СССР, т. XXVI, № 1, стр. 3—29.

Бабенышев В. П., 1938. Значение мехового покрова и размеров тела некоторых видов грызунов для теплоотдачи и их стойкость к действию внешних факторов. Зоол. журн., т. XVII, вып. 3, стр. 540—547.

Банников А. Г., 1948. О сезонном изменении дыхательной функции кожи у тритонов. Докл. Акад. наук СССР, т. LIX, № 5, стр. 1021—1024.

Баранчеев Л. М., 1939. Влияние температуры на развитие и процессы дыхания крупного эмбриона. Уч. зап. ЛГУ, сер. биол., вып. 7, стр. 64—88.

Бахметьев П. И., 1898. Температура насекомых. Журн. «Научное обозрение», т. V, стр. 1602.

Бахметьев П. И., 1899. Собственная температура пчел и вообще насекомых. Русск. пчел. листок, т. XIV, вып. 3—4, стр. 1—11.

Бахметьев П. И., 1901. Experimentelle entomologische Studien. B. I, Leipzig.

Бахметьев П. И., 1912. Как я нашел анабиоз у млекопитающих. Журн. «Природа», стр. 606—622.

Боровский В. М., 1936. Психическая деятельность животных. Медгиз.

Берг Л. С., 1934. Яровые и озимые расы у проходных рыб. Извест. Акад. наук СССР, сер. биол., т. VII, № 5, стр. 711—732.

Бухман Э. Г. и Андреевский В. Я., 1940. Изменение спермопродукции и терморегуляции у баранов в течение летнего периода. Докл. ВАСХНИЛ, вып. 9, стр. 24—30.

Васильев Г. А., 1947. К вопросу о возможном терморегуляторном значении некоторых периодических явлений в жизни птиц. Извест. Акад. наук СССР, сер. биол., № 1, стр. 155—175.

Граевский Э. Я. и Заболоцкий А. А., 1939. К изучению термотактического оптиума пресноводных бентонических животных. Уч. зап. ЛГУ, сер. биол., вып. 7, стр. 137—142.

Граевский Э. Я., 1940. К вопросу о холодостойкости пресноводных животных. Зоол. журн., т. XIX, вып. 3, стр. 407—420.

Граевский Э. Я., 1946. Термопреферендум и температурный оптимум пресноводных моллюсков и членистоногих. Журн. общ. биол., т. VII, № 6, стр. 455—472.

Граевский Э. Я., 1948. Стеклообразное состояние протоплазмы в условиях глубокого охлаждения. Журн. «Усп. совр. биол.», т. XXV, вып. 2, стр. 185—202.

Гэнн Д. Л., 1944. Температура тела пойкилотермных животных. Журн. «Усп. совр. биол.», т. XVII, вып. 1, стр. 87—107.

Джелинео Ст., 1933. Прилагогованье термогенеза на теплотну середину. Српска Кральевска Академiа. Посебна изданья, кн. XCVIII, стр. 1—126.

Джелинео Ст., 1941. Производна топлоте у птица на температуру адаптацiе. Српска Кральевска Академiа, глас LXXXVI, 1, 93 Б., стр. 163—241

Дмитренко А. В., 1948. Особенности реакции близких форм лесных мышей на изменение температуры. Докл. Акад. наук СССР, т. XII, № 3, стр. 401—403.

Европейцева Н. В., 1944. Предпочитаемые температуры у личинок рыб. Докл. Акад. наук СССР, т. XLII, № 3, стр. 143—146.

Жила Е. С., 1940. Материалы к сравнительной физиологии терморегуляции. Терморегуляция у новорожденных животных (грызуны, хищники, приматы). Физиол. журн. СССР, т. XXVIII, № 4, стр. 335—342.

Зенякин Л. А., 1937. К вопросу о связи термической преференции с реакцией газообмена на температуру у *Operopthera brumata L.* и *Chloridea obsoleta L.* Журн. «Энтом. обозрение», т. XXVII, вып. 3—4, стр. 174—186.

Ильин Н. А., 1926. Сезонный диморфизм окраски белого песца. Труды лаборат. эксперим. биол. Моск. зооп., т. II, стр. 239—250.

Кабак Я. М. и Тереза С. И., 1939. Роль температуры и света в регуляции сезонных изменений половой системы (опыт на воробьях). Труды по динамике развития, т. XI, стр. 227—238.

Калабухов Н. И., 1929. Летняя спячка сусликов *(Citellus fulvus Licht* и *C. pygmaeus Pall).* Труды лаборат. эксперим. биол. Моск. зооп., т. V, стр. 11—174.

Калабухов Н. И., 1933. Анабиоз у животных при температурах ниже 0°. 1. Действие низких температур на летучих мышей (*Chiroptera*) Бюл. Моск. о-ва исп. прир., т. XLVII, вып. 3, стр. 218—221.

Калабухов Н. И. 1934. «Анабиоз» у позвоночных и насекомых при температуре ниже 0°. Докл. Акад. наук СССР, т. VII, № 1, стр. 1—7.

Калабухов Н. И., 1935. Измерение температуры тела термоэлектрическим способом. Бюлл. Н.-иссл. ин-та зоологии МГУ, № 2, стр. 110—113.

Калабухов Н. И., 1936. — См. 1.

Калабухов Н. И., 1938. Некоторые данные о влиянии температуры среды на рост мышей *(Mus musculus L.).* Бюлл. Моск. о-ва исп. природы, т. XLVII. вып. 3, стр. 218—221.

Калабухов Н. И. 1939*а*. Соотношение термотактического оптимума и критической температуры у млекопитающих. Журн. «Усп. совр. биол.», т. X, вып. 3, стр. 540—542.

Калабухов Н. И., 1939*б*. Некоторые экологические особенности близких видов грызунов. 3. Особенности реакции лесных и желтогорлых мышей и малого и крапчатого сусликов на градиент температуры. Зоол. журн., т. XVIII, вып. 5, стр. 915—922.

Калабухов Н. И., 1940. Влияние температуры на потребление кислорода лесными и желтогорлыми мышами. Докл. Акад. наук СССР, т. XXVI, № 3, стр. 89—90.

Калабухов Н. И., 1943. Особенности суточного цикла активности и реакции на градиент температуры обыкновенного и степного хорьков. Зоол. журн., т. XXII, вып. 3, стр. 173—191.

Калабухов Н. И., Афонская Р. И. и Пономарев А. Л., 1949. Некоторые обоснования температурного режима южных млекопитающих в неволе. Труды Моск. зооп., т. IV, стр. 3—64.

Калабухов Н. И., Ладыгина Н. М. и Майзелис М. Р., 1951. Сезонные изменения реакции на температуру некоторых видов мышей и хомячков. Труды I Всесоюзн. совещ. по грызунам. Зоол. инст. Акад. наук СССР.

Кашкаров Д. Н. и Курбатов В. П., 1929. Экологический очерк фауны позвоночных центральных Кара-Кумов. Труды Среднеазиатского гос. унив., сер. XII*а*, вып. 7, стр. 1—68.

Кодис Ф. К., 1902. Переохлаждение животного организма. Извест. императорской Акад. наук. С.-Петербург, серия 5, т. XVII, № 3, стр. 129—143.

Кожанчиков И. В., 1935. Дыхание насекомых при температуре ниже 0°. Докл. Акад. наук СССР, т. III, № 8, стр. 373.

Кожанчиков И. В., 1937. — См. I.

Кожанчиков И. В., 1947. О лабильности эмбрионального развития пойкилотермных животных к термическим влияниям. Докл. Акад. наук СССР, т. LVII, № 8, стр. 1833—1836.

Кожанчиков И. В., 1948. Сезонные различия реакции газообмена остромордой лягушки *(Rana terrestris Andrz)* на термические влияния. Докл. Акад. наук СССР, т. XII, № 3, стр. 429—431.

Кожанчиков И. В., 1949. Черты влияния отрицательной температуры на эмбриональное развитие насекомых. Журн. общ. биол., т. X, № 1, стр. 50—67.

Кузякин А. П., 1936. Условия обитания животных в дуплах деревьев. Журн. «Вопр. экол. и биоценол.», № 3, стр. 266—272.

Кучерук В. В., Кротов А. П., Рюмин А. В. и Соколов М. Н., 1935. Некоторые данные по массовому размножению мышевидных грызунов в Московской области в 1934 г. Бюл. Моск. о-ва исп. прир., сер. биол., т. XLIV, вып. 7—8, стр. 414—426.

Кратинов А. Г., Морина В. В., Решетникова Н .С. и Торбина Е. А., 1947. Сезонная динамика содержания аскарбиновой кислоты в органах малого суслика *(Citellus pygmaeus Pall)* Извест. Акад. наук СССР, сер. биол., № 2, стр. 259—263.

Кратинов А. Г. и Шкирина А. Т., 1947. О сезонной динамике функ-

ции щитовидной железы у малого суслика *(Citellus pygmaeus Pall.)* Извест. Акад. наук СССР, сер. биол., № 2, стр. 251—258.

Лозина-Лозинский Л. К., 1937. Холодоустойчивость и анабиоз у гусениц кукурузного мотылька. Зоол. журн., т. XVII, вып. 4, стр. 614—641.

Лозина-Лозинский Л. К. и Любицкая А. И., 1940. Чувствительность икры форели *(Salmotrutta m fario)* и окуня *(Percafluviatillis L)* к температуре ниже 0°. Извест. ин-та им. Лесгафта, т. XXIII, стр. 339—356.

Локотко В. О., 1949. Взаимоотношение сердечной и дыхательной функций у холоднокровных и теплокровных животных при изменении температуры их тела. Труды Омск. гос. унив., стр. 1—7.

Мацко С. Н., 1948*а*. Восстановление жизненных функций у подвергнутых замораживанию позвоночных животных в зависимости от содержания в теле воды. Докл. Акад. наук, т. LIX, № 2, стр. 401—404.

Мацко С. Н., 1948*б*. К вопросу о состоянии позвоночных животных при замерзании. Докл. Акад. наук, т. IX, № 3, стр. 617—620.

Мацко С. Н., Жмейдо А. Т. и Селиванова В. М., 1948. Восстановление жизненных функций у подвергнутых замораживанию позвоночных животных в зависимости от степени замерзания и темпа отогревания. Докл. Акад. наук СССР, т. LIX, № 4.

Милованов В. и Хабибулин Х., 1933. Анабиоз сперматозоидов и его использование в социалистическом животноводстве. Журн. «Проблемы животнов.», № 5, стр. 83—90.

Мончадский А. С., 1949. О типах реакции насекомых на изменения температуры окружающей среды. Извест. Акад. наук СССР, сер. биол. № 2, стр. 171—200.

Монин К., 1894. Физиологическая температура некоторых млекопитающих и птиц в разные времена дня и при разных условиях окружающей среды. Архив ветерин. наук, 24, I, кн. 4-я, стр. 144—152.

Никифоров Н. Д., 1937. Влияние повышенной температуры на развитие икры окуня. Уч. зап. ЛГУ, вып. 15, стр. 352—359.

Наумов С. П. и Лавров Н. П., 1948. Биология промысловых зверей и птиц СССР, стр. 142.

Никифоров Н. Д. и Трусов В. З., 1950. Влияние температуры на эмбриональное развитие рыб. Докл. Акад. наук СССР, т. LXXIII, № 1, стр. 209—211.

Олифан В. И., 1945. Периодичность и критические стадии в развитии личинок байкальского омуля. Докл. Акад. наук СССР, т. XLVI, № 6, стр. 273—276.

Ольнянская Р. П. и Слоним А. Д., 1947. О приспособлении организмов к очень низким температурам среды. Извест. Акад. наук СССР, сер. биол., № 2, стр. 245—250.

Пономарев Л. Л., 1944. Реакция некоторых куньих *(Mustelidae)* на градиент температуры. Зоол. журн., т. XXIII, вып. 1, стр. 54—58.

Постникова Л. К., 1938. К методике изучения предпочитаемой температуры и солености водными животными. Зоол. журн., т. 17, вып. 2, стр. 342—344.

Привольнев Т. И., 1935. Влияние высокой температуры на ранние стадии развития икры окуня. Труды Петергофск. биол. ин-та, вып. 13—14.

Привольнев Т. И. и Разумовский М. А., 1939. Влияние пониженной температуры на ранние стадии развития леща. Докл. Акад. наук СССР, т. XXIII, № 6.

Пегель В. А., 1947. Температура и соотношение функций у животных. VII Всесоюзн. съезд физиологов, биохим. тезисы, стр. 629.

Ралль Ю., 1931. К зимней биологии песчанки *(Gerbillus tamariscinus Pall).* и других грызунов окрестностей г. Урды. Вестн, микроб., эпидемиол. и паразитол., т. X, вып. 2. стр. 189—202.

Ралль Ю., 1932. Заметки о терморегуляции бодрствующих сусликов *(Citellus pygmaeus Pall.)* Вестн. микроб., эпидем. и паразитол, т. 11, вып. 3.

Ралль Ю., 1399. Тепловые условия в норах песчаных грызунов и методика их изучения. Зоол. журн., т. XVIII, вып. 1, стр. 110—119.

Родионов В. М., 1938. Некоторые данные по газообмену у рептилий в состоянии переохлаждения. Бюлл. Моск. о-ва исп. природы, отд. биол., т. XLVII. вып. 2, стр. 182—187.

Рольник В. В., 1939. Температурный режим естественной инкубации у нанду. Журн. «Вопр. экол. и биоценол.», т. 5—6, стр. 236—261.

Рольник В. В., 1947. Явления «мнимой» смерти у птиц. Зоол. журн., т. XXVI, вып. 4, стр. 345—350.

Рольник В. В., 1948. Развитие терморегуляции у некоторых птиц севера. Зоол. журн., т. XXVII, вып. 6, стр. 535—546.

Рубцов И. А., 1935. О предпочитаемых температурах у саранчевых Журн. «Защита растений», № 3.

Рюмин А. В., 1939*а*. Изменение чувствительности организма птиц к температуре. Журн. «Вопр. экол. и биоценол.», т. 7, стр. 113—139.

Рюмин А. В., 1939*б*. Температурная чувствительность позвоночных животных и биологический путь происхождения теплокровных форм. Сб. научн. студ. работ МГУ, биология, т. VI, стр. 55—83.

Рюмин А. В., 1940. Значение температуры в онтогенезе и филогенезе животных. Журн. «Усп. совр. биол.», т. XII, вып. 3, стр. 504—515.

Сахаров Н. Л., 1928. К изучению холодостойкости насекомых. Журн. опытной агрономии Юго-Вост. т. VI, вып. 2, стр. 1—13.

Сахаров П. П. 1933. Лабораторные мыши и крысы. Медгиз. стр. 1—91.

Сахаров П. П., 1949. Наследование приобретенных признаков. Зоол. журн., т. XXVIII, вып. 1, стр. 7—38.

Сергеев М. И. 1929. Применение кататермометров и эффективных температур. Извест. гос. микробиол. ин-та, Ростов на Дону, вып. 7, стр. 1—39.

Сергеев А. М. 1937. Материалы к вопросу о постэмбриональном росте рептилий. Зоол. журн., т. XVI, вып. 4, стр. 723—734.

Сергеев А. М. 1939. Температура пресмыкающихся в естественных условиях. Докл. Акад. наук СССР, т. XXII, № 1, стр. 49—52.

Сильяндер А. Л., 1948. О физиологических особенностях выращивания молодняка при пониженных температурах. Журн. «Агробиология», № 5, стр. 119—135.

Синицын Д., 1923. Проблема анабиоза у млекопитающих. Труды Зап. Белор. гос. сельхоз. ин-та, 1, стр. 21—38.

Слинко Л., 1936. Изучение некоторых факторов инкубации. Журн. «Проблемы животноводства», № 2.

Слоним А. Д., 1937. К эволюции регуляции тепла в животном организме. Журн. «Усп. совр. биол.», т. VI, вып. 1, стр. 52—66.

Слоним А. Д. и Щербакова, 1939. Материалы к сравнительной физиологии терморегуляции. 1. Физиолгия терморегуляции у низших обезьян. Арх. биол. наук, 55, 3, стр. 3—19.

Слоним А. Д. и Щербакова О. П., 1938. О последующем влиянии высоких температур среды на газообмен и температуру тела. Физиол. журн. СССР, т. XXV, № 6, стр. 827—841.

Слоним А. Д. и Безуевская Р. А., 1940. Сезонные изменения терморегуляции. Физиол. журн. СССР, т. XXVIII, № 4, стр. 330—334.

Смирнов И. В., 1949. Сохранение спермы сельскохозяйственных животных посредством глубокого охлаждения. Журн. «Сов. зоотехния», № 4.

Смирнов И. В., 1950. Глубокое охлаждение семени сельскохозяйственных животных. Журн. общ. биол., т. XI, № 3, стр. 185—197.

Стрельников И. Д., 1933. Физиологические основы экологии грызунов. Сб. ВИЗР, № 7, стр. 72.

Стрельников И. Д., 1940. Значение теплового обмена в экологии роющих грызунов (к вопросу о факторах массового размножения и массовой гибели мышевидных грызунов). Извест. Акад наук СССР, сер. биол., № 2 стр. 276—298.

Томмэ М. Ф., 1949. Обмен веществ и энергия у сельскохозяйственных животных. Сельхозгиз, стр. 1—320.

Трифонова А. Н.. 1949. Критические периоды эмбрионального развития. Журн. «Усп. совр. биол.», т. XXVIII, вып. 1 (4), стр. 154—168.

Трусов К. З., 1949. Озимая и яровая расы осетровых. Докл. Акад. наук СССР, т. LXVII, № 3, стр. 581—584

Черномордиков В. В., 1943. О температурных реакциях пресмыкающихся. 1. Термофилия. Зоол. журн., т. XXII, вып. 5, стр. 274—279.

Шмидт П. Ю., 1948. Анабиоз. Изд. Акад. наук СССР, стр. 1—376.

Шмидт П. Ю., Платонов Г. П. и Персон С. А., 1936. Об анабиозе рыб при переохлаждении воды. Докл. Акад. наук СССР, т. III (XIII), № 6, (101), стр. 305—308.

Штейман С. И., 1948. См. I.

Фердинандов В. В., 1941. Внутрияйцевые температуры при естественной инкубации. Докл. ВАСХНИЛ, вып. 8, стр. 32—38.

Феоктистов А. и Андреев Н., 1903. Измерение температуры тела мелких млекопитающих и птиц. Отчет о деятельности с.-х. бактер. лабор. Гл. упр. деп. землед. за 1902 и 1903 г.

Щеглова А. И., 1945. Влияние беременности на изменение термотактического оптимума у грызунов. Докл. Акад. наук СССР, т. LXVIII, № 7,

Allen U., 1876. Geographical variations among North American mammals especially in respect to size Amer. Natur. 10, p. 623—627.

Bergmann C., 1847/48. Ueber die Verhältnisse der Wärmeoekonomie der Tiere zn ihrer Grösse. Götting. Studien.

Balbwin S. and Kendeigh Ch., 1932. Physiology of temperature of birds Sc Publ Clev. Mus. Nat. Hist. III, p. 1—195.

Belehradek J., 1934. Temperature and living matter. Protopl. Monograph. VIII.

Benedict F. and Ritzman J., 1926. Metabolism of fasting steer. Carnegie Inst. Publ. 377, p 1—246.

Gaja J., 1938. Homéothermie et thermoregulation. Actual. scient. et Industr 576, 577, Nutrition IX, X, 1—70, 1—73.

Herter K., 1934. Eine verbesserte Temperatur-Orgel und ihre Anwendung auf Insecten und Säugetiere. Biol. Zbl. 59, 487—507.

Herter K., 1936. Das thermotaktische Optimum bei Nagetiere. Zeitschr. Vergl. Physiol. 23, 4, 609—650

Kendeigh Ch., 1934. The role of environment in the life of birds. Ecol. Monograph. 4, 3, p. 301—317.

Needham J., 1931. Chemical embryology. Cambridge Univ. Press. p. 1—913.

Prenglovitz R., 1933. Zur thermischen Isolierung bei Vögeln. Zool. Jahrb Zool. Physiol 64, 129—148.

Przibram H, 1923. Temperatur und Temperatoren im Tierreich. Deutike. Verlag, Leipzig, s. 1—194.

Riddle O., Smith G. and Benedict F., 1934. Seasonal and temperature factors and their determination in pigeons of percentage metabolic change per degree of temperature change. Am. Journ. Physiol. C. VII, 2, 333—342.

Sumner F, 1915. Some studies of environmental influence on heredity, correlation and growth in white mouse. J Exper. Zool XVIII, 3, 325—432.

III. Влияние лучистой энергии на животных и методика изучения этого воздействия

Алпатов В. В. и Настюкова О. К., 1934. Видовые отличия *Paramecium caudatum Ehrnb* и *P bursaria Ehrnb* в чувствительности к ультрафиолетовым лучам. Уч. зап. МГУ, вып. 2, стр. 250—252.

Анорова Н. С., 1948. Размножение голубей в условиях диференцированного светового дня. Докл. Акад. наук СССР, т. LXI, № 3, стр. 385—587.

Афонская Р. И., 1943. О зависимости сезонной смены окраски меха у джунгарских хомячков *(Cricetulus songarus Pall.)* от температуры и условий освещения. Зоол. журн., т. XXII, вып. 2, стр. 102—103.

Афонская Р. И., 1949. Влияние температуры и света на сезонную смену меха некоторых млекопитающих. 2-е сообщен. Влияние света и температуры на линьку зайца беляка *(Lepus timidus L.)*. Труды Моск. зооп., т. IV, стр. 58—65.

Бельский Н. В., 1947. Фактор света в постэмбриональном развитии птиц. Докл. Акад. наук СССР, т. LVIII, № 1, стр. 159—162.

Беляев Д. К. и Уткин Л. Г., 1949. Влияние сокращенного светового дня на сроки созревания меха у лисиц. Журн. «Каракулеводство и звероводство», № 2, стр. 59—62.

Беляев Д. К., 1950. Роль света в управлении биологическими ритмами млекопитающих. Журн. общ. биол., т. XI, № 1, стр. 39—51.

Боровкова М. Ф., 1950. О некоторых методах ультрафиолетовой дозиметрии. Сб. «Ультрафиолет. излучение и гигиена», Акад. наук СССР, стр. 62—73.

Войткевич А. А., 1945. Стимуляция светом полового цикла у *Sciurus vulgaris L.* Докл. Акад. наук, т. XLVII, № 1, стр. 75—76.

Иванова С. А., 1936. Сезонные изменения половых желез животных и факторы, их вызывающие. Журн. «Усп. совр. биол.», т. V, вып. 6, стр. 1087—1095.

Калабухов Н. И., 1938. Некоторые экологические особенности близких видов грызунов. 1. Особенности реакции лесных мышей и сусликов на интенсивность освещения. Зоол. журн., т. XVII, вып. 3, стр. 521—532.

Калабухов Н. И., 1948. Периодические явления в жизни животных. Журн. «Наука и жизнь» № 4, стр. 9—12.

Калитин И. П., 1938. Актинометрия.

Кашкаров Д. И. и Курбатов Д. П., 1929. См. II.

Киршенблат Я. Д., 1939. Особенности пещерных животных. Журн. «Природа», № 8, стр. 38—43.

Киченко М. Г., Гоева О. Г. и Киченко Н. Г., 1950. Экспериментальные данные о воздействии ультрафиолетового излучения на бактерии во внешней среде. Сб. «Ультрафиолетов. излучение и гигиена», Акад. мед. наук СССР, стр. 97—107.

Кроль Н. Д. и Сахновский Я. Д., 1940. Изменения в организме при действии лучистой энергии и при охлаждении. Сб. статей Укр. центр. ин-та гигиены. Харьков.

Лазарев Д. П., 1950. Принципы измерения ультрафиолетового излучения. Сб. «Ультрафиолет. излучение и гигиена». Акад. наук СССР, стр. 31—38.

Ларионов В. Ф., 1941. Линька и размножение птиц при постоянном дневном освещении. Докл. Акад. наук СССР, сер. биол., № 30, стр. 374—376.

Ларионов В. Ф., 1941. Укорочение периода линьки у птиц применением длительного дневного освещения. Докл. Акад. наук СССР, № 32, стр. 277—229.

Ларионов В. Ф., 1945. См. I.

Маковский Ф. А., 1939. Современные фотоэлементы. Журн. «Природа», № 12, стр. 7—13.

Машковцев А. А., 1949. Значение для биологии учения Ивана Петровича Павлова о высшей нервной деятельности. Журн. «Усп. совр. биол.», т. XXVIII, вып. 1 (4), стр. 47—87.

Новиков Б. Г и Благодатская Г. И., 1948. Механизм развития сезонных покровительственных окрасок. Докл. Акад. наук СССР, т. LXI, № 3, стр. 577—580.

Подсосов Л. А., 1936. Циклические изменения семенников некоторых птиц семейства *Paridae*. Уч. зап. Перм. гос. унив., т. II, вып. 4, стр. 36—49.

Поликарпова Е. Ф., 1941. Внешние факторы и половой цикл птиц. Журн. общ. биол., т. II, стр. 39—70.

Поликарпова Е. Ф., 1948. Факторы, определяющие половые ритмы и овуляцию кролика. Извест. Акад. наук СССР, сер. биол., № 5, стр. 575—586.

Промптов А. Н., 1940. Изучение суточной активности птиц в гнездовый период. Зоол. журн., т. XIX, вып. 1, стр. 143—158.

Самохвалова Г. В., 1941. Влияние солнечного света на рост и размножение гамбузии. Извест. Акад. наук СССР, сер. биол., № 1, стр. 116—132.

Самохвалова Г. В. и Иванова С. А., 1934. Влияние ультрафиолетового света на животных в период беременности и лактации. Труды по динамике развития, т. IX, стр. 29—38.

Светозаров Е. и Штрайх Г., 1940. Свет и половая периодичность у животных. Журн. «Усп. совр. биол.», т. XII, № 1, стр. 25—51

Сергеев А. М., 1939. См. II.

Сергеев А. М. и Смирнов К. С., 1939. Об окраске яиц амфибий. Вопр. экол. и биоцен., т. 5—6, стр. 319—321.

Соминский М. С., 1941. Фотоэлементы. Журн. «Наука и жизнь», № 5, стр. 5—9.

Стрельников И. Д., 1934. Свет как фактор в экологии животных. 1. Действие солнечной радиации на температуру тела некоторых пойкилотермных животных. Извест. ин-та им. Лесгафта, т. XVII—XVIII, стр. 313—372.

Стрельников И. Д., 1936. Поведение животных во время солнечного затмения. Журн. «Природа», № 4, стр. 54—66.

Стрельников И. Д., 1944. Значение солнечной радиации в экологии высокогорных рептилий. Зоол. журн., т. XXIII, № 5, стр. 250—256.

Фридерикс К., 1932. Экологические основы прикладной зоологии и энтомологии. ГИЗ.

Шалимов Л. Г., 1935. Влияние ультрафиолетового света на развитие яиц паразитических червей: *P. equorum (syn Ascaris megalocephala), Enterobius vermicularis* и *Strongulus*. Труды по динамике развития, т. X, стр. 447—460.

Шкловер Д. А., 1950. Методы и аппаратура для измерения ультрафиолетового излучения. Сб. «Ультрафиолет. излучение и гигиена». Акад. мед. наук СССР, стр. 38—54.

Штрайх Г. и Светозаров Е., 1940. Значение внешних факторов в половом цикле холоднокровных. Докл. Акад. наук, т. XXIX, № 8—9, стр. 643—646.

Щербакова О. П., 1938. Материалы к изучению суточной периодики физиологических процессов у высших млекопитающих. Бюл. экол., биол. и мед., т. V, 2, стр. 167—170.

Bissonnette T. H., 1936. The sexual photoperiodicity. Quart. Rev. Bio VII, 4, 371—386.

Blair W., 1943. Activities of the chihuahua deer-mouse in relation to ligh intensity. Journ. Wildl. Manag. 7, 1—92—97.

Bonsma J. and Pretorins A., 1913. Influence of color and coat cover on adaptability of cattle. Farming in South Africa. 18, 203, 102—120.

Lea D, 1946. Action of radiation on living cells. Cambr. Univ. Press. 1—4?2

Merker E., 1941. Die Wirkung des Lichtes auf die Tierwelt Biol. Generalis XV, 3—4, 404—455.

Rowan W., 1926. On photoperiodism, reproductive periodicity and the annua migration of birds and certain fishes. Proc. Bost. Soc. Nat. Hist. 38, 6.

IV. Влияние влажности и осадков на животных и методика изучения этого воздействия

Алексеева Г. И., 1941 — см. I.

Алексеева Г. И., 1941 — см. I.

Барбашова З. И., 1936. Регуляция водного обмена у лягушки в пресной воде и в солевых растворах. Физиол. журн. СССР, т. XX, № 6, стр. 1071—1082.

Гаевская Н. С., 1949. О некоторых новых методах в изучении питания водных организмов. V. Метод быстрого определения влажности организма. Зоол. журн., т. XXVIII, вып. 5, стр. 407—418.

Гейгер Р., 1931. Климат приземного слоя воздуха. Сельхозгиз, стр. 1—186.

Динесман Л. Г., 1948*а*. К вопросу об экологической диференциации вида у амфибий. Бюл. Моск. о-ва исп. природы, отд. биол., т. III (6), стр. 47—50.

Динесман Л. Г., 1948*б* Адаптация амфибий к различным условиям влажности воздуха. Зоол. журн., т. XXVII, вып. 3, стр. 231—240.

Иваненко И. Д., 1940. Особенности экологии некоторых амфибий засушливой Присивашской степи. Тез. эколог. конф. по масс. размн. жив., Киев.

Калабухов Н. И., 1929. Летняя спячка сусликов. Труды лабор. эксп. биол. Моск. зоопарка, т. V, стр. 163—174.

Кашкаров Д. Н. и Лейн-Соколова, 1927. Экологические наблюдения над желтым сусликом. Ташкент, стр. 1—20.

Кулагин Н. М., 1936. К вопросу о размножении у свиней. Докл. ВАСХНИЛ.

Кулагин Н. М., 1938. Многоплодие у свиней. Журн. «Соц. реконстр. сельск. хоз.», № 2.

Наумов Н. П., 1937. О сравнительной интенсивности размножения и гибели серой полевки и степной пеструшки. Зоол. журн., т. XVI, вып. 2, стр. 336—360.

Нагорный А. В., 1922. К вопросу о связывании воды в живых и мертвых организмах. Труды Харьк. о-ва исп. прир., 36.

Никольский А. М., 1909. География животных, стр. 1—262.

Станчинский В. В., 1926. О некоторых климатических границах распространения птиц в Вост. Европе. Труды Смол. о-ва ест. и врачей, т. I.

Филатова Л. Г., 1949*а*. Терморегуляция млекопитающих — обитателей полупустыни (сб. работ под ред. К. М. Быкова). Изд. Акад. наук СССР, М.—Л., стр. 83—95.

Филатова Л. Г., 1949б. Основной обмен у млекопитающих — обитателей полупустыни (сб. работ под ред. К. М. Быкова). Изд. Акад. наук СССР, М.—Л., стр. 95—107.

Филатова Л. Г., 1949в. Водный обмен у животных — обитателей полупустыни Киргизии. (Сб. работ под ред. К. М. Быкова). Изд. Акад. наук СССР, М.—Л., стр. 220—228.

Формозов А. Н., 1934. Особый тип климатограмм для целей экологических исследований. Уч. зап. МГУ, т. II, стр. 271—274.

Формозов А. Н., 1946. Снежный покров как фактор среды, его значение в жизни млекопитающих СССР. Изд. Моск. о-ва исп. природы, стр. 1—142.

Щеглова А. И., 1949. Терморегуляция и кожно-легочные потери воды у большой песчанки *Rhombomys opimus Licht* (Сб. работ под ред. К. М. Быкова), Изд. Акад. наук СССР, стр. 71—83.

Gunn D. and Kennedy., 1936. Apparatus for investigation the reactions of land Arthropodes to humidity. Journ. Exp. Biol., XIII 4, 450—459.

V. Влияние атмосферного давления и газового состава воздуха на животных и методика изучения этого влияния

Барбашова З. И., 1941. Материалы к проблеме акклиматизации к низким парциальным давлением кислорода. Изд. Акад. наук СССР, стр. 1—170.

Барбашова З. и Гинецинский Г., 1942. Особенности приспособления к высоте у гиссарских овец. Извест. Акад. наук СССР, сер. биол., № 5, стр. 295—302.

Баркрофт Дж., 1937. Основные черты аруитектуры физиологических функций. Медгиз, стр. 1—318.

Будович П. И., 1950. О поведении мышей на больших высотах. Журн. «Природа», № 6, стр. 31.

Ван Лир, 1947. Аноксемия.

Джайа И. и Джелинео Ст., 1935. Напон ваздушного кисеоника и отпорност приема хладноджи. Глас. Српск. Краль. Акад., 1, 82Б, стр. 1—12.

Калабухов Н. И., 1935. Физиологические особенности горных и равнинных подвидов лесной мыши *Apodemus sylvaticus ciscaucasicus Ogn.* и *A. s mosquensis Ogn.* Докл. Акад. наук СССР, т. II, № 1, стр. 82—88.

Калабухов Н. И. и Родионов А. М., 1936. Содержание гемоглобина и число эритроцитов в крови у равнинных и горных предкавказских лесных мышей и изменения этих показателей при перемене высоты обитания. Бюл. Моск. о-ва исп. природы, отд. биол., т. XV, (1), 22—35.

Калабухов Н. И., 1937. Особенности реакции некоторых видов равнинных грызунов на понижение атмосферного давления. Зоол. журн., т. XVI, вып. 3, стр. 483—494.

Маркова А. С., 1948. Особенности реакции близких видов грызунов на понижение атмосферного давления. Докл. Акад. наук СССР, т. LXII, № 3, стр. 405—407.

Наумов А. и Беляев С., 1877. Температура тела и скорость течения крови под влиянием вдыхания чистого кислорода и атмосферного воздуха. Прилож. к протоколу 94 зас. О-ва естествоисп. при Каз. у-те, Казань.

Ольнянская Р. П.. 1949. Химическая терморегуляция у овец в горных условиях. Сб. «Опыт изуч. регуляций физиол. функц. в ест. усл. сущ. организмов». Изд. Акад. наук СССР, М.—Л., стр. 65—71.

Ольнянская Р. П., Избинский А. Л., Кезик Р. С., Чукин К. А., 1949. Кровь и ее дыхательная функция у овец в горах Тянь-Шаня на различных высотах. Сб. «Опыт. изуч. регуляций физиол. функц. в ест. усл. сущ. организмов». Изд. Акад. наук СССР, М.—Л., стр. 135—146.

Ольнянская Р. П. и Соболь Е. М. 1949. Легочное дыхание и газообмен у овец в горах Тянь-Шаня на различных высотах. Сб. работ под ред. К. М. Быкова. Изд. Акад. наук СССР, М.—Л., стр. 146—156.

Ольнянская Р. П., 1949. К физиологии длительной акклиматизации овец к пониженному атмосферному давлению. Там же, стр. 156—164.

Ольнянская Р. П., 1949. К физиологии высотной акклиматизации у новорожденных ягнят. Там же, стр. 164—171.

Понугаева А. Г. и Слоним А. Д., 1949. К физиологии акклиматизации лошади в горах Тянь-Шаня. Там же, стр. 171—180.

Сиротинин М. М., 1939. Життя на висотах і хвороби висоти. Вид. Акад. наук УРСР.

Строганова Е. В., 1950. К вопросу о видовой и возрастной выносливости птиц к понижению барометрического давления. Физиол. журн. СССР, т. XXXI, № 3, стр. 360—369.

Терентьев П. В., 1936. Влияние погоды на молочность коров. Журн. «Метеорология и гидрология», № 5, стр. 56—61.

Шпаковский С. Н., 1937. Замечания о факторах, вызывающих перелет у птиц. Труды Новосиб. зоосада, № 1, стр. 47—50.

Ledebur J., 1939. Der Sauerstoff als ökologischer Faktor. Erg. Biol. 16. 173—261.

Monge C., 1943. Chronic mountain sickness. Physiol. Rev. 23,2, 166—184.

VI. Активность животных и методика ее изучения

Банников А. Г. и Денисова М. П., 1943. Суточный цикл активности озерной лягушки *(Rana ridibunda L.)* в условиях южного Дагестана. Зоол. журн., т. XXII, вып. 1, стр. 33—36.

Банников А. Г. и Денисова М. П., 1948. Суточный ритм активности *Rana esculenta L.* Докл. Акад. наук СССР, т. LXI, № 2, стр. 367—370.

Берим Н. Г. и Эдельман Н. М., 1949. О некоторых физиологических факторах, определяющих устойчивость насекомых к дихлордифенилтрихлорэтану (ДДТ) и гексахлорциклогексану (ГХЦГ). Докл. Акад. наук СССР, т. LXVII, № 3, стр. 585—588.

Беклемишев В. Н., 1934. Суточные миграции беспозвоночных в комплексе наземных биоценозов. Труды Пермск. н.-иссл. биол. ин-та, VI, 3—4, стр. 119—208.

Бибиков Д. И., 1949. К экологии даурского суслика *(Citellus daurieus)*. «Изв. Иркутск. гос. противочумного ин-та», VII.

Богоров Г., 1939. Суточная вертикальная миграция *Eurythemora grimmi* в Каспийском море. Сб., посв. научн. деятельности Н. М. Книповича, стр. 383—393.

Варшавский С. Н., 1938. Сезонные изменения цикла жизни малого суслика. Зоол. журн. т. XVII, вып. 5, стр. 795—810.

Варшавский С. Н., 1941. Географические особенности дневной активности малого суслика. Зоол. журн., т. XX, вып. 2, стр. 290—302.

Ганикс Е. А., 1935. Методика изучения условных рефлексов в применении к мышам. Физиол. журн. СССР, т. XIX, № 7, стр. 1164—1172.

Герасименко Г. Т., 1950. Влияние света на некоторые сезонные изменения в организме крапчатого суслика *(Citeilus suslika gueld)*. Докл. Акад. наук СССР, т. XXI, № 3, стр. 581—584.

Залежский Г В., 1938. К динамике численности некоторых видов амфибий. Сб. работ научн. студ. кружков МГУ, вып. 2, биология, стр. 3—28.

Калабухов Н. И., 1939. Некоторые экологические особенности близких видов грызунов. 2. Суточный цикл активности лесных мышей *(Apodemus sylvaticus L.* и *A. flavicollis Melch)* и сусликов *(Citellus pygmaeus Pall* и *C. suslica gueld)* Журн. «Вопр. экол. и биоценол.», № 7, стр. 92—112.

Калабухов Н. И., 1940. Суточный цикл активности животных. Журн. совр. биол., т. XII, вып., 1, стр. 1—23.

Калабухов Н. И., 1943, см. II.

Насимович А. А., Новиков Г. А. и Семенов-Тяншанский О. И., 1948. Норвежский лемминг. Матер. по грызунам Моск. о-ва исп. прир., вып. 3, стр. 203—261.

Наумов Н. П., 1948. Очерки сравнительной экологии мышевидных грызунов. Акад. наук СССР, стр. 48—63.

Новиков Г. А., 1939. Европейская норка, Изд. ЛГУ.

Новикова Н. С., 1949. О возможности определения суточного ритма рыб в естественных условиях (на примере северо-каспийской воблы *(Rutilus ritilus caspius)*. Вестник Моск. унив. 9, стр. 115—134.

Новиков Г. А., 1949. Суточная жизнь лесных птиц в Субарктике. Зоол. журн., т. XXVIII, № 5, стр. 461—469.

Пономарев А. Л., 1949. Суточный цикл активности соболя, лесной и каменной куницы и харзы. Труды Моск. зооп., т. IV, стр. 66—77.

Терентьев П. В., 1938. Суточный цикл активности *Rana temporaria* Зоол. журн., т. XVII, вып. 3, стр. 549—553.

Тупикова Н. В., 1949. Питание и характер суточной активности землероек средней полосы СССР. Зоол. журн., т. XXVIII, вып. 6, стр. 561—571.

Шахбазов В. Г. и Сиротенко М. Д., 1949. Методика изучения суточной активности личиночной стадии бабочек *(Lepibcitera)*. Докл. Акад. наук СССР, т. LXV, № 4, стр. 585—588.

Щербакова О. П., 1937. Материалы к изучению суточной периодики физиологических процессов у высших млекопитающих. 1. Нормальная суточная периодика физиологических процессов. Бюл. эксперим. биол. и мед., т. IV, стр. 335—337.

Щербакова О. П., 1938, см. III.

Palmginren P., 1935. Ueber den Tagesrhythmus der Vôgel im arktischen Sommer. Ornis Fennica. XII, 4, 107—121.

Spenser A., 1939. Electrical recording of the activities of small mammals J. Mammal. 20, 4, 479—485

Szymansky J, 1914. Eine Methode zur Untersuchungen der Ruhe-und Aktivitätsperiode bei Tieren. Pfl. Arch. 158, 343—385.

VII. Методика мечения животных

Зверев М. Д., 1929. Биология сусликов Эверсманна и опыты по борьбе с ними отравленными приманками. Извест. Сиб. кр. ст. защ. раст., 3 (6), стр. 113—129.

Калабухов Н. И. и Раевский В. В., 1933. Методика изучения экологии мышевидных грызунов. Вестн. микроб. и эпид., т. XII, 4.

Калабухов Н. И. и Раевский В. В., 1935. Изучение передвижений сусликов *Citellus pygmeus Pall)* в степных районах Северного Кавказа методом кольцевания. Журн. «Вопросы экологии и биоценол.», т. 2, стр. 170—195.

Павлинин В. И., 1948. Материалы по кольцеванию крота на Урале. Зоол. журн., т. XXVII, вып. 6, стр. 555—562.

Промптов А. Н., 1941. Сезонные миграции птиц. Изд. Акад. наук СССР, М.—Л., стр. 5—136.

Фенюк Б. К., 1936. Переселения степных грызунов. Журн. «Природа», № 10, стр. 88—98.

Фенюк Б. К., 1938. Изучение передвижений полевок *(Microtus arvalis Pall)* методом кольцевания. Уч. зап. СГУ, сер. биол., вып. 2, стр. 85—102.

Фенюк Б. К. и Демяшов М., 1936. Изучение миграций песчанок *(Meriones meridianus)* методом кольцевания. Вестн. микроб и эпидем., т. XV, 1, стр. 89—108.

Формозов А. Н., 1927. О перелетах летучих мышей. Докл. Акад. наук СССР, сер. А, т. XVII, 272—274.

Формозов А. Н., Миграции обыкновенной белки *(Sciurus vulgaris L)* в СССР. Труды Зоол. ин-та Акад. наук СССР, т. III, стр. 98—164.

Manville R., 1949. Technique for capture and marking of mammals. Journ. Mammal., 30, 1, 27—33.

Quay W, 1948. A technique for the authomatic color marking of shrews. Journ. Mammal. 29, 3, 225—234.

Trippensee R., 1941. A new type of bird and mammal marker. Journ. Wildl. Manag., 5, 11, 120—124.

ОПЕЧАТКИ

Стр.	Строка	Напечатано	Следует читать
12	20 снизу	зачаточные	зачатковые
47	7 снизу	1° от 1,0 до 2,0 А	1° от 1,0 до 2,0 mA
79	4 снизу	микроблокалориметр	микробиокалориметр
86	18 снизу	на воронках	на воронах
167	11 сверху	крупного	куриного
175	25 снизу	Ганикс	Ганике
176	15 сверху	Palmginren	Palmgren

Н. И. Калабухов. „Методика экспериментальных исследований по экологии наземных позвоночных".

1590—10 000

СОДЕРЖАНИЕ

	Стр.
Предисловие	3
I. Введение	5
II. Отношение животных к физическим условиям существования	9
1. Действие температуры среды на животных	—
2. Методика изучения влияния температуры на наземных позвоночных	42
3. Действие света на жизнедеятельность животных	81
4. Методика изучения влияния света на животных	93
5. Влияние влажности и осадков на жизнедеятельность животных	101
6. Методика изучения влияния влажности на животных	110
7. Влияние атмосферного давления и газового состава воздуха на животных	119
8. Методика изучения влияния газового состава и давления атмосферы	125
9. Активность животных и ее зависимость от внешних условий	129
10. Методика изучения суточной активности животных	135
11. Методика мечения животных	148
Примерный рабочий план практикума по экспериментальной экологии	154
Приложения	158
Литература	166

Редактор *Наумов Н. П.* Техред *Ротгольц Э.*

Т 06250. Подписано к печати 30/VII 1951 г. Тираж 10000 экз.

Бумага 60×92[1]/16=5,5 бумажных л.—11 п. л. Изд. л. 13,2

Издательство „Советская наука". Зак. 73. Цена 5 р. 70 к.

Тип. изд-ва «Советская наука», Неглинная ул., д. 29/14. Зак 950.